ANATOMISCHE UND EXPERIMENTELLE UNTERSUCHUNGEN ÜBER DAS AUFTRETEN VON NEUBILDUNGEN AN BLÄTTERN VON BEGONIA REX.

Von

ANNIE M. HARTSEMA.

Mit Taf. I und II.

EINLEITUNG.

Die Blätter von *Begonia Rex* bilden ein vorzügliches Material zur Lösung der Frage: Durch welche Vorgänge wird ein meristematisches Gewebe gebildet aus völlig ausgewachsenen Zellen, da hier bekanntlich durch Teilung von Epidermiszellen Adventivsprosse entstehen. Es war meine Aufgabe dabei besonders das Verhalten der Vacuolen zu verfolgen, um womöglich beweisen zu können, dass diese Zellbestandteile sich auch hier, wie es de Vries und Went annehmen, nur durch Teilung vermehren können. Zu diesem Zwecke wurden die Regenerationserscheinungen an den genannten Blättern Tag für Tag an Handschnitten verfolgt. Leider hatte diese Methode den grossen Nachteil, dass man niemals ein Präparat zur späteren, nochmaligen Betrachtung aufheben konnte. Deshalb wurden von allen möglichen Stadien mit Hilfe eines Zeichenapparates Zeichnungen angefertigt, die nur zum allerkleinsten Teil in dieser Arbeit wiedergegeben sind. Die Untersuchungen wurden ausgeführt von 1922 bis 1924 im Botanischen Institut der Universität Utrecht auf Anregung von Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went. Nach dem Erscheinen der Doktorarbeit [1]) wurden gelegentlich noch Ein-

[1]) Over het ontstaan van sekundaire meristemen op de bladeren van *Begonia Rex*, Diss. Utrecht 1924, Verlag H. J. Paris, Amsterdam.

zelbeobachtungen gemacht, über die ich an dieser Stelle auch berichten werde.

Die Neubildung von Spross-meristemen auf den Blättern der *Begonia Rex* wird vielfach zu den Regenerationserscheinungen gerechnet (Winkler 1903, Goebel 1902, 1908), sie gehört aber vielmehr zu der vegetativen Fortpflanzung durch Adventivknospenbildung. Jost (Pflanzenphysiologie II, S. 148) redet von *Neubildung* im Gegensatz zu *Neuentfaltung* und *Wiederbildung*.

Zu den *Adventivbildungen* gehören die Blattknospen der *Begonia Rex* jedenfalls, ob man dabei als entscheidend annimmt den Ort des Entstehens (Goebel) oder die Entstehungsweise: nicht unmittelbar aus anderen Vegetationspunkten (Sachs 1882).

A. ANATOMISCHER TEIL

I. Material und Methode.

Zur Untersuchung wurde eine im Botanischen Garten zu Utrecht kultivierte Abart der *Begonia Rex* mit grün- und silbergescheckten Blättern benutzt, deren Unterseite rot war und die daher eine grosse Aehnlichkeit aufwies mit der in Flore des serres et des jardins (1857, S. 141, No. 1255) abgebildeten *Begonia Rex*. Gelegentlich wurden auch andere Varietäten untersucht, ohne dass sich dabei auffallende Unterschiede zeigten.

In der Gärtnerpraxis werden zur Vermehrung vorzugsweise grosse, ganz ausgewachsene Blätter benutzt. Die Blätter [1]) werden mit kurzem Blattstiel flach auf Erde ausgelegt, nachdem man die stärkeren Blattnerven unterhalb der Verzweigungen mehrmals eingeschnitten hat. Mir stand ein kleiner Keimkasten mit Glasdeckel im Vermehrungstreibhaus zur Verfügung und ausserdem ein grösserer elektrisch geheizter Keimkasten im Versuchstreibhaus. Im

[1]) Vergl. Regel 1876, S. 448; Molisch 1916, S. 208.

kleinen Keimkasten wurde mittels Heizungsröhren der Warmwasserheizung eine Bodentemperatur von etwa 30° C. erreicht. Der elektrische Keimkasten bestand aus einem 20 cm. hohen, mit einem Glasdeckel abgeschlossenen Zinkkasten, der mit einem Gemisch aus Lauberde und Sand gefüllt wurde; darunter befand sich ein 10 cm. hoher, mit Wasser gefüllter Zinkkasten, in dem sich der Behälter des Thermoregulators (ein System von verzweigten, mit Toluol gefüllten Röhren) ausbreitete. Unter diesem Wasserkasten war die Heizung angebracht, die aus zwei Drahtsystemen bestand: einem stärkeren, als Vorheizung, und einem dünneren als normale Heizung dienenden, der in Zusammenhang mit dem Thermoregulator stand. Die auf 30° C. erwärmte Erdoberfläche betrug 1 qm. Im Sommer war es leider infolge der starken Sonnenstrahlung unmöglich, die Temperatur auf 30° C. konstant zu erhalten. Glücklicherweise liessen sich keine Schäden bemerken, denn im allgemeinen verlief die Neubildung sehr schnell und gleichmässig.

Oberhalb der Schnittwunde (an der apikalen Seite also) entstehen nach einiger Zeit auf dem *Begonia*blatte neue Sprosse und Wurzeln. Deshalb wurden an diesen Stellen kleine Blattstückchen ausgeschnitten, die zur mikroskopischen Prüfung verwendet werden sollten. Die Schnitte wurden zwischen Holundermark senkrecht zur Längsrichtung des Blattnerven angefertigt und zu je 4 oder 5 in einem Tropfen Zuckerlösung auf einen Objektträger gebracht. Dadurch konnte ich immer ungefähr feststellen, in welcher Entfernung der ursprünglichen Verwundung bestimmte Erscheinungen auftraten. Die Schnitte wurden sofort betrachtet, meistens mit Leitz-Objektiv 8, manchmal auch mit Oel-Immersion 1/12, bei künstlicher Beleuchtung (Argenta-Lampe in einer Blechbüchse mit runder Oeffnung, blaues Glas unter dem Kondensor). In einer feuchten Kammer wurden die Präparate aufgehoben und nach einigen Stunden nochmals

beobachtet. Allmählich gelang es mir gleichmässig dünne Schnitte herzustellen, die möglichst nicht mehr und nicht weniger als eine Zellschicht enthielten; sobald meristematisches Gewebe anwesend war, konnte ich dieses aber schwer erreichen. Statt Wasser, das bekanntlich auf lebende Zellen giftig einwirkt (Treub 1878, Hanstein 1880), benutzte ich eine 5—6 prozentige, fast täglich erneuerte Zuckerlösung.

II. Entstehung der Adventivsprosse und -wurzeln.

a) Wo entstehen diese Neubildungen?

Werden Blätter von *Begonia Rex* ohne Einschneidungen ausgelegt, so entstehen Wurzeln aus dem Blattstiel und Knospen im Stielpunkt des Blattes, wo die stärkeren Nerven zusammenkommen und der Blattstiel befestigt ist. Werden aber die Blattnerven, wie üblich ist, unterhalb der Verzweigungen eingeschnitten, so entstehen ausser an den genannten Stellen auch an den basalen Enden der durchschnittenen Nerven, oberhalb der Schnittwunden, neue Knospen und Wurzeln und zwar zuerst in etwa 2 mm. Entfernung. Nach etwa 10 Tagen sieht man die ersten Knospen als rote Punkte im Stielpunkt, kurz darauf auch oberhalb der Schnitte; die ersten Wurzeln erscheinen ungefähr gleichzeitig. Die Anordnung der Neubildungen ist im übrigen schon von Regel (1876), Vöchting (1878, S. 98), Hansen (1881) und Sachs (1892) beschrieben worden.

b) Aus welchen Zellen gehen die Neubildungen hervor?

Fig. 1 stellt einen Blattnervenquerschnitt dar; die obere Epidermis setzt sich oberhalb des Nerven als kleinzellige Schicht fort, die untere Epidermis umschliesst die die Gefässbündel enthaltende Hervorwölbung. An die Epidermis schliesst sich sowohl oberseits wie unterseits eine Kollenchymschicht an. Auf diese folgt die Fortsetzung des Pali-

sadenparenchyms und des Schwammparenchyms und zwar in der Form einer Chlorophyllschicht und eines grosszelligen, stärkehaltigen, die Leitbündel einschliessenden Parenchymgewebes. Die unteren Epidermiszellen und die Parenchymzellen enthalten einen mehr oder weniger rotgefärbten Zellsaft. Die Gefässbundel, 2 oder 4 grössere

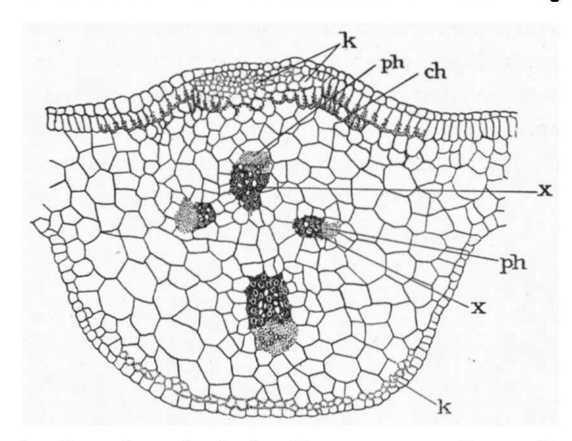


Fig. 1. Querschnitt durch den Hauptnerv eines Begoniablattes. Vergrösserung 36 ×. x = Xylem; ph = Phloem; k = Kollenchymschicht.

und 2 kleinere, liegen mit den Xylemteilen nach innen gerichtet, in einem Kreise.

Die Adventivknospen entstehen nun meistens aus den oberen Epidermiszellen am Rande der Hervorwölbung, manchmal aber auch aus den unteren Epidermiszellen. Sachs (Lehrbuch 1874, S. 176) und Hofmeister (Allgemeine Morphologie 1868, S. 421) glaubten, dass diese Adventivknospen endogen entstehen, aber Regel (1876) beschrieb schon deren exogene Entstehung. Ausserdem wies er auf wurzelhaarähnliche Trichome hin, Wucherungen der unteren Epidermiszellen, denen seiner Meinung nach eine Bedeutung für die Ernährung zukommt, wie sie in anderen Fällen vom Kallus übernommen wird. Hansen

(1881) beschreibt Kallusbildung von den Epidermiszellen, später auch von den hypodermalen Zellschichten. Den auswachsenden, unteren Epidermiszellen, die er Rhizoiden nennt, schreibt er eine Bedeutung für die Wasserversorgung zu. Die neuen Knospen sollten nur aus Epidermiszellen hervorgehen, durch nachträgliche Teilungen im Parenchym, wie sie auch Regel beschreibt, sollte eine Gefässbündelverbindung vermittelt werden. Beyerinck (1822) meint aber, dass die Knospen aus Parenchym- und Epidermiszellen entstehen.

Die endogene Entstehungsweise der Adventivwurzeln ist schon lange bekannt; verschiedene Ansichten findet man nur über die Initialzellen (Reinke 1871, Regel, Hansen, van Tieghem und Douliot 1888). Meine Untersuchungen bestätigten die Auffassung von Hansen und van Tieghem und Douliot, dass die Wurzel aus einer die Gefässbündel umgebenden Parenchymzelle entsteht und zwar auf der Grenze zwischen Sieb- und Holzteil. Dadurch hängt das Auftreten der Adventivwurzeln eng mit der Orientierung der Leitbündel im Blattnerven zusammen, wie auch aus der Fig. 2 hervorgeht. Sowohl neben den oberen als den unteren Gefässbündeln können

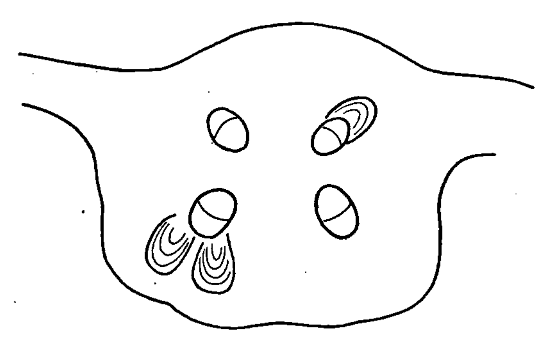


Fig. 2. Schema eines Querschnittes durch den Hauptnerv eines Begoniablattes mit Adventivwurzelanlagen neben den Gefässbündeln (nur die 4 grösseren wurden eingezeichnet). Vergrösserung 18 ×.

Adventivwurzeln entstehen. Dennoch treten die meisten Adventivwurzeln aus der Blattunterseite zum Vorschein, infolge der dort herrschenden grösseren Feuchtigkeit, wie ich weiter unten noch beweisen werde.

Regel und Hansen meinten, dass die Knospenbildung mit dem Auftreten tangentialer Zellwände in den Epidermiszellen anfange und dass sich erst später die hypodermalen Zellen teilen. Dem gegenüber fand ich immer die ersten Teilwände nicht in der Epidermis, sondern in einer an die Gefässbündel angrenzenden Parenchymzelle, und zwar vom zweiten Tag nach dem Auslegen des Blattes an, in einer Entfernung von etwa 1 mm. von der Schnittfläche. Erst vom dritten Tag an erscheinen vereinzelte Teilungen in den Epidermiszellen; zu gleicher Zeit teilen sich auch die der Wunde näher gelegenen Parenchymzellen. Ausgehend von den beschriebenen Parenchymzellen schreitet die Teilung fort durch Chlorophyll- und Kollenchymschicht, bis die Epidermis erreicht wird, wie es aus der Fig. 3 hervorgeht. Die ersten tangentialen Teilwände der Epidermiszellen stehen somit senkrecht zur Fortpflanzungsrichtung der Teilung. Nach 5 Tagen treten auch in der unteren Epidermis und in den angrenzenden Zellen Teilwände auf; noch einen Tag später beginnt die Rhizoidenbildung, wie sie auch von Regel, Hansen und Goebel (1908, S. 150) beschrieben wurde. Vom 6. oder 7. Tage an findet man ausserdem die ersten jungen Adventivwurzeln im Parenchym neben dem Siebteil der Gefässbündel in einer Entfernung des Schnittes von $1-1^1/_2$ mm. Wie aus den Figuren 4 und 5 ersichtlich, teilen sich die einzelnen Parenchym- und Epidermiszellen mehrmals, wodurch schliesslich Wurzel- und Sprossmeristeme entstehen. Dabei wachsen die Teilprodukte jedoch nicht gleich zur normalen Zellgrösse heran, sondern sie bleiben innerhalb der ursprünglichen Zellwand eingeschlossen, wie aus den Figuren 4 bis 8 hervorgeht. Nach und nach wölbt

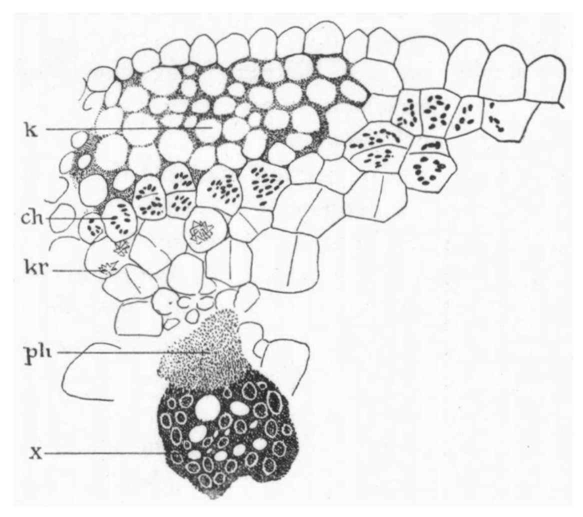


Fig. 3. Fortschreitende Teilung, ausgehend vom Leitbündel bis in die Chlorophyllschicht; die Schnitte wurden nach 3 Tagen angefertigt. Vergrösserung 85 ×. k = Kollenchymschicht; ch = Chlorophyllschicht; ph = Phloem; x = Xylem; kr = Kristalldrüse.

sich die äussere Zellwand hervor und es entsteht ein Zellhügel (Fig. 7). Derartige Zellhügel findet man nach 8 Tagen an der Blattunterseite in der Nähe des Schnittes und etwas davon entfernt an der Blattoberseite. Nach

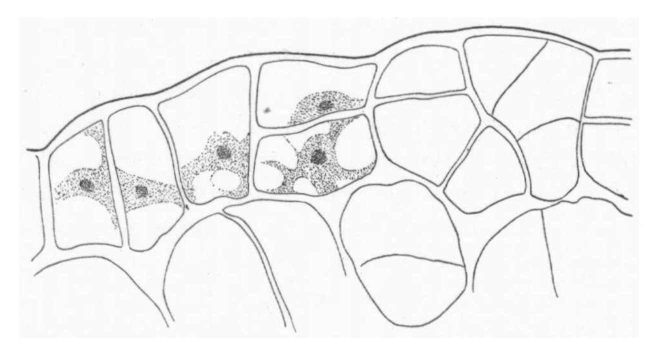


Fig. 4. Epidermiszellen der Blattunterseite nach 7 Tagen. Vergrösserung 510 ×.

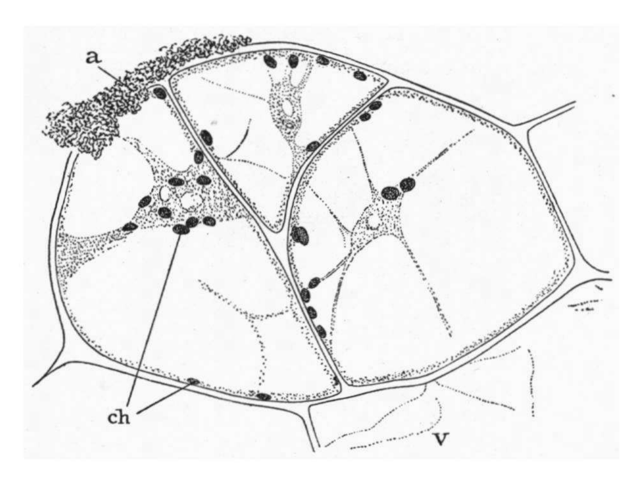


Fig. 5. Parenchymzelle an der Grenze eines Leitbündels v und einer abgestorbenen Zelle a, mehrfach geteilt nach 8 Tagen. Vergrösserung 510 ×. ch = Chloroplasten.

9 Tagen tritt die erste Adventivwurzel aus, 1½ bis 2 mm. vom Schnitt entfernt; zu der Zeit sieht die Nervenunterseite filzig aus, infolge der starken Rhizoidenbildung. Sogar bis 3 mm. vom Schnitt entfernt treten noch Adventiv-

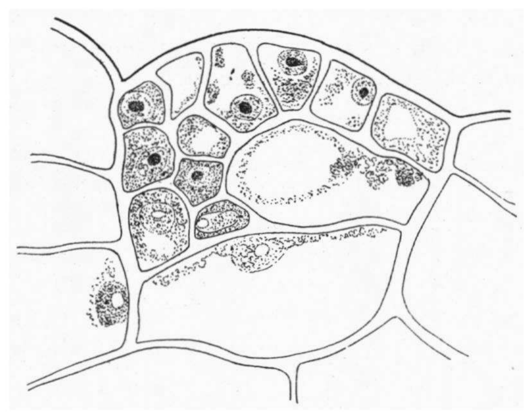


Fig. 6. Furchung einer Epidermiszelle nach 9 Tagen; jede Tochterzelle enthält einen Kern und viel Protoplasma. Vergrösserung 510 ×.

wurzeln auf. Die Zellhügel zeichnen sich durch Rotfärbung aus, sie liegen auf blasenartigen Wucherungen, welche

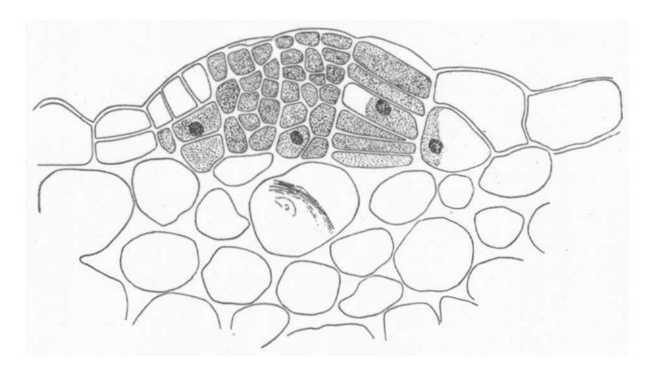


Fig. 7. Anfang einer Zellhöckerbildung nach 7 Tagen; die kleinen Zellen sind alle ganz mit Protoplasma ausgefüllt. Vergrösserung 510 ×.

durch starke Teilung in Epidermis- und Kollenchymzellen über den Blattnerven gebildet werden.

III. Entstehung der sekundären Meristeme.

Winkler (1903) beschreibt wie auf isolierten Blättern von *Torenia* aus willkürlichen Epidermiszellen Knospen hervorgehen können, von denen sich aber nur diejenigen weiter entwickeln werden, die in der Nähe des Blattstieles oder einer der Hauptnervenverzweigungen entstanden sind. Er nennt die Zellfächerung, die der Knospenbildung vorangeht: *Furchung.*

Wakker (1885, S. 22) untersuchte statt *Begonia Rex Begonia discolor* (= *B. Evansiana*), wo er derartige Vorgänge fand, wie ich oben beschrieben habe. Es scheint also, dass Furchung oft mit der Bildung sekundärer Meristeme zusammengeht (vergl. Küster, Path. Pflanzenanatomie S. 275, Tischler, Allgemeine Pflanzenkaryologie, S. 246).

Eine Schwierigkeit bildet dabei die Kontinuität des Keim-

plasmas, wie sie z. B. von Sachs (Stoff und Form) angenommen wird, denn Sachs meint, dass embryonales und somatisches Plasma sich stofflich unterscheiden. Goebel (1902) nimmt an, dass in Dauerzustand übergegangene Zellen wieder teilungsfähig werden können, weil hier das Keimplasma sozusagen in inkrustiertem Zustande vorhanden ist. Miehe (1926) betrachtet derartige Zellen als *Kryptarchonten*, die ihren embryonalen Charakter verdecken; äusserlich lassen sie sich jedenfalls nicht von Dauerzellen unterscheiden. Wiesner (1892) beschreibt, dass zur Entstehung eines sekundären Meristems scheinbar mehrere Teilungen notwendig sind, wodurch das Plasma sich lokal vermehrt. Die Resultate meiner Beobachtungen kann ich kurz zusammenfassen: infolge der Verwundung tritt eine lebhafte Protoplasmaströmung ein, anfangs nur an den Zellwänden entlang, dann in dünnen Strängen quer durch den Zellraum; vom Kerne aus verlaufen dann breitere Protoplasmabänder durch die ganze Zelle, der Kern wandert, zum Schluss befindet er sich in der Mitte der Zelle aufgehängt an vielen Plasmasträngen, wo er sich zur Teilung anschickt. Die Tochterkerne befinden sich zuerst in der Zellmitte, alsbald werden sie von einer neu gebildeten Zellwand getrennt, dann wandern auch diese Kerne und teilen sich nochmals. In allen diesen Stadien bleibt eine ziemlich starke Plasmaströmung ersichtlich. Wir wollen uns jetzt die einzelnen Vorgänge ausführlicher betrachten.

IV. Die Plasmaströmung.

Es ist schwer zu entscheiden, ob in den Zellen eines unverwundeten Blattes überhaupt Plasmaströmung stattfindet, weil man doch ohne Verwundung keine Schnitte herstellen kann. Die meisten von mir untersuchten Blätter waren natürlich vorher eingeschnitten worden; meistens war auch dann sofort nach der Herstellung der Schnitte keine Strömung aufzufinden, während diese einige Stunden

später sehr deutlich sichtbar war. Bei einer Schnittserie aus einem unverwundeten Blatte war sofort nach der Herstellung und auch 6 Stunden später keine Protoplasmaströmung zu finden; 24 Stunden später (die Schnitte waren wie üblich in einer Zuckerlösung aufgehoben worden) war eine deutliche Strömung vorhanden: kleine, stark lichtbrechende Körner bewegten sich an der Zellwand entlang. Ein anderesmal fand ich sofort nach der Herstellung einer Schnittserie von einem Blatt, das 24 Stunden vorher eingeschnitten worden war, Protoplasmaströmung.

Dann und wann gelang es mir den allerersten Anfang einer Protoplasmaströmung zu sehen, wie er auch von anderen Untersuchern beschrieben wurde (Dehnecke 1881, Wigand 1885, Hauptfleisch 1892, Pfeffer 1904, Lundegårdh 1922): kleine Körnchen bewegten sich im wandständigen Protoplasma stossweise vorwärts, dann nach einer kleinen Ruhepause wieder rückwärts usw. (Digressions- oder Glitschbewegung). Eine Stunde später sah ich eine sehr regelmässige Strömung, die man als *Zirkulation* bezeichnen muss. Im Anfang tritt diese Plasmaströmung nur im Wandbeleg auf, sehr bald sieht man sie aber auch quer durch den Zellraum in schmäleren und breiteren Bändern und Strängen. Die Strömungsrichtung ist eine stark wechselnde, manchmal unterscheidet man in einem Plasmastrang zwei einander entgegengesetzte Bewegungsrichtungen. Aber auch die Lage der Strombahnen wechselt stark. Bobilioff-Preisser (1917) konstatierte das gleiche und Ritter (1911) redet von einer in Zirkulation übergehenden Rotation. Auch in meinen Schnitten schien oft eine Rotation vorzuliegen, aber bei genauerer Betrachtung der oberen oder der unteren Wand sah ich immer mehrere Strombahnen mit wechselnder Stromrichtung. Im Gegensatz zu Ida Keller (1890) möchte ich diese Plasmaströmung nicht als eine letale Erscheinung auffassen, sondern vielmehr als eine Folge des Wundreizes, wie es

übrigens viele Untersucher tun. Dabei ist es merkwürdig, dass die Plasmaströmung so lange anhält, denn nicht nur 1 bis 2 Tage nach dem Einschneiden des Blattes, nein sogar nach 7 bis 9 Tagen traf ich noch manchmal eine Plasmabewegung an, wenn auch nicht so häufig wie in den ersten Tagen.

Hauptfleisch (1892) meint, dass eine Plasmaströmung, die sofort nach der Herstellung der Schnitte eintritt, von vornherein bestanden hat; tritt die Bewegung erst nach einigen Stunden ein, so betrachtet er sie als eine Folge des Wundreizes. Man kann sich aber m. E. auch sehr gut vorstellen, dass infolge der Verwundung die Bewegung innegehalten wird und erst nach einiger Zeit wieder auftreten kann, vielleicht sogar in verstärktem Grade. Auch glaubt Hauptfleisch der Zuckerlösung eine Schädigung zuschreiben zu müssen, weil man in Wasser niemals eine Strömung auftreten sieht; ich möchte diese Erscheinung auf die schädigende Wirkung des Wassers zurückführen! Pfeffer (1904) und Bierberg (1909) meinen, dass eine Protoplasmaströmung nur infolge eines Reizes auftreten wird. Gaidukov (1906[2]) hat übrigens im Ultramikroskop verschiedentlich eine Plasmabewegung wahrnehmen können, wo man sie sonst nicht gefunden hat. Der Wundreiz kann sich scheinbar über eine ziemlich grosse Strecke fortpflanzen, denn in einer Entfernung von $^1/_2$ bis 1 mm von der Schnittwunde wurde noch Plasmaströmung beobachtet. Kretzschmar (1904) fand an einem *Vallisneria*-Blatt eine derartige Fortpflanzung des Wundreizes, die besonders in basipetaler Richtung schnell ging.

V. Kernwanderung.

Eine Kernwanderung trat häufig in den Blattzellen der *Begonia Rex* in Verbindung mit Plasmaströmung auf, wie z. B. aus der Figur 8 ersichtlich ist. Tangl (1885) hat als Erster Kernwanderung in Zusammenhang mit Plasmaströ-

mung beobachtet. Nestler (1898) und Ritter (1911) haben weitere Untersuchungen angestellt. Inwiefern diese Kernwanderung eine aktive oder eine passive, von der

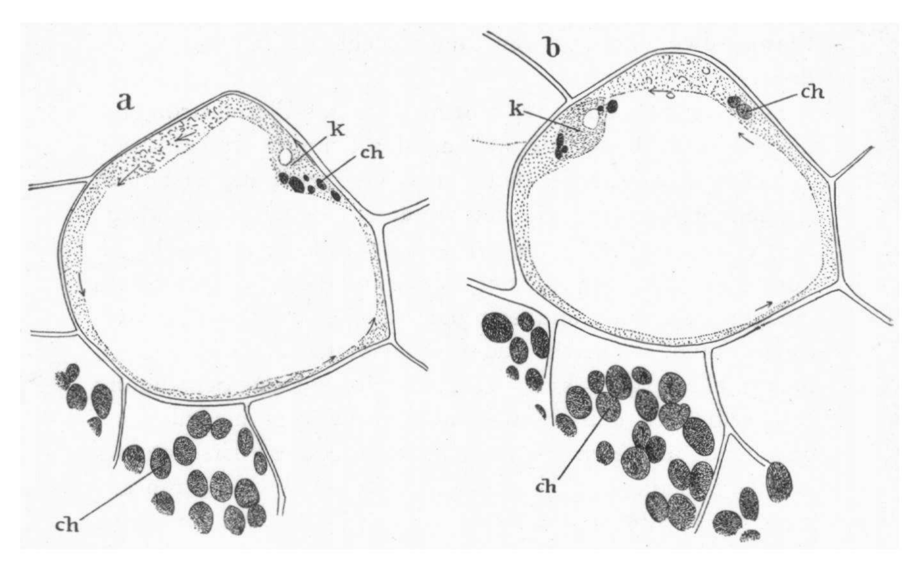


Fig. 8. a) Epidermiszelle mit Kern und wandständigem Protoplasma. b) Dieselbe 2 Stunden später (die Schnitte wurden nach 5 Tagen angefertigt). Vergrösserung 510 ×. k = Kern; ch = Chloroplasten.

Plasmaströmung bedingte ist, habe ich ebensowenig wie die genannten Untersucher entscheiden können.

VI. Auftreten der Plasmastränge.

Das erste Auftreten eines Protoplasmastranges ist nicht leicht verständlich, weil man glaubt, es müsste dabei ein beträchtlicher Druck überwunden werden, der dem osmotischen Druck des Zellsaftes, von dem das Protoplasma an die Zellwand gepresst wird, entgegenwirkt. (Lundegărdh, Zelle und Cytoplasma, S. 242). Man darf aber nicht vergessen, dass der dem osmotischen Wert des Zellsaftes

entsprechende grosse osmotische Druck nur dann zustandekommen würde, wenn eine Zelle in Wasser läge, wie es aber im Gewebe niemals vorkommt. Das Protoplasma wird der Zellwand angepresst infolge der beschränkten Dehnbarkeit der letzteren. Wenn Protoplasmafäden und -stränge in den Zellraum hineingehen, so muss dabei Zellsaft verdrängt, aber kein grosser osmotischer Druck überwunden werden.

Nun kann man sich vorstellen, dass die Protoplasmamenge die gleiche bleibt und dass es also ein Teil des Wandbeleges ist, der bei der Strangbildung vordringen wird. Es scheint aber, als ob zu dieser Zeit oder vielleicht schon früher die Gesamtmenge des Protoplasma zugenommen hat, welches entweder als Plasmaneubildung oder als Volumenvergrösserung infolge Wasseraufnahme aufzufassen ist. Åkerman (1917) meint, dass bei der Aggregation in *Drosera*-Tentakeln dem Zellsaft vom Protoplasma Wasser entzogen wird, wodurch eine Volumenvergrösserung des Protoplasma erreicht werden sollte; er bringt aber leider keine Beweise für diese Auffassung. Eine Zunahme der Protoplasmamenge zeigen meine Figuren 8, 10, 11, 12, 13 und 18, wo die Zellen viel mehr Protoplasma enthalten als man für gewöhnlich in ausgewachsenen Zellen findet. Genaue Messungen habe ich aber nicht angestellt. Nehmen wir an, dass die Protoplasmamenge zunimmt, während die Zellsaftmenge die gleiche bleibt, so muss die Zelle an Grösse zunehmen. Sollte dieses nicht der Fall sein, so müsste die Volumenvergrösserung des Protoplasma einer Volumenverminderung des Zellsaftes entsprechen. Heitz (1925) beschreibt für *Lophocolea* ebenfalls eine Zunahme der Plasmamenge und das Auftreten von Plasmasträngen als Anfangsstadium der Regeneration.

Hofmeister (1867) beschreibt das erste Auftreten neuer Protoplasmastränge an Staubfädenhaarzellen einer *Tradescantia* als keulenförmige hyaline Hervorragungen,

die oft wieder eingezogen werden, oft aber sich verlängern bis sie auf andere Teile des Plasmanetzes stossen und mit diesen verschmelzen. Hanstein (1880) meint, dass die Protoplasmabänder nicht frei enden, sondern faltenförmig hervortreten, wie es auch Dehnecke (1881) und Åkerman (1916) annehmen. Eine derartige Faltenbildung habe ich niemals beobachten können. In der Figur 9 ist eine Wahrnehmung bildlich dargestellt: der protoplasmatische Wandbeleg wölbt sich kegelförmig hervor; die Spitze des

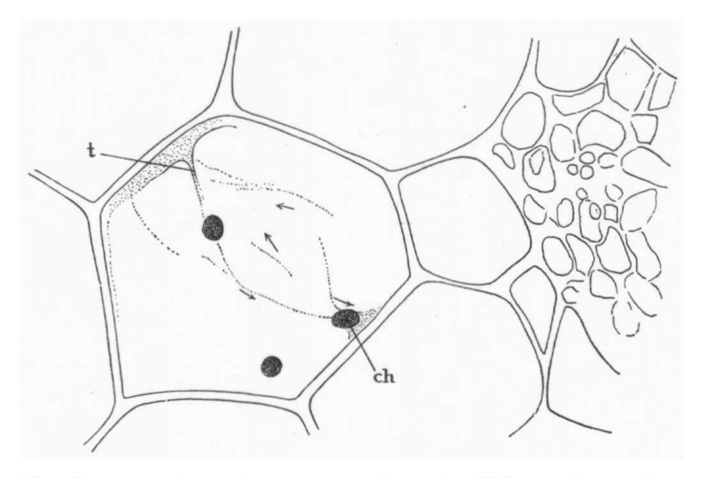


Fig. 9. Parenchymzelle, angrenzend an den Phloemteil eines Leitbündels mit dem Anfang einer Plasmastrangbildung nach 2 Tagen. Vergrösserung 510 ×. t = kegelförmige Hervorstülpung; ch. = Chloroplasten.

Kegels erreicht das Protoplasma einer anderen Seitenwand, unterhalb der scharf eingestellten Ebene (in der Figur in derselben Ebene eingezeichnet). Kleine, stark lichtbrechende Körnchen kommen aus der Spitze des Kegels zum Vorschein und verfolgen ihren Weg im wandständigen Protoplasma. Oft wurde eine derartige Ausstülpung wieder zurückgezogen, oft verlängerte sie sich zu einem Strang. Der Zusammen-

hang mit der Protoplasmabewegung war immer klar. Mir fiel es nie auf, ob diese Strangbildung mit der Lage des Kernes zusammenhing, aber in einem späteren Stadium befanden sich immer viele Stränge in der Nähe des Kernes (Figur 10 und 11). Die Lagerung und der Zusammenhang der Plasmabänder und -stränge wechselte fortwährend, oft sogar während des Abzeichnens, genau so wie es Hofmeister (1867) für die Staubfädenhaare von *Tradescantia* beschreibt. Auch von Åkerman (1916) und Hanstein (1880) wird Derartiges für andere Objekte beschrieben.

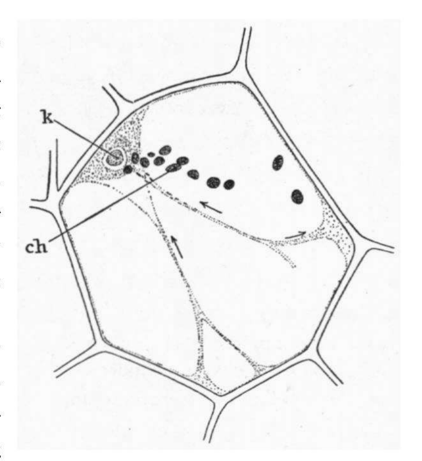


Fig. 10. Parenchymzelle mit vom Kern ausstrahlenden Plasmasträngen nach 6 Tagen. Vergrösserung 510 ×.

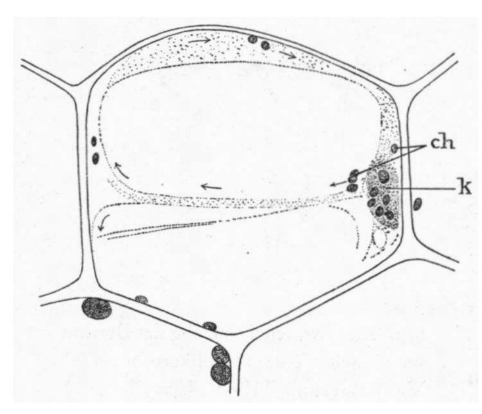


Fig. 11. Epidermiszelle von einem vom Kern ausgehenden Plasmaband durchzogen nach 4 Tagen. Vergrösserung 510 ×. k = Kern; ch = Chloroplasten.

VII. Kernteilung und Zellteilung.

Zuletzt findet man den Kern in der Zellmitte, umgeben vom Protoplasma, das durch Stränge und Bänder mit dem Wandbeleg zusammenhängt. Hanstein (1880², S. 25) betrachtet diese Lage als ein Zeichen dafür, dass bald Kern-

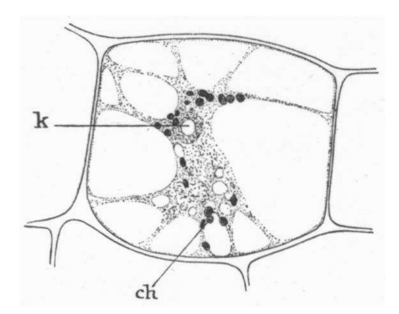


Fig. 12. Epidermiszelle nach 6 Tagen. Der Zellkern befindet sich in der Zellmitte. Vergrösserung 510 ×. k = Kern; ch = Chloroplasten.

teilung eintreten wird; er sieht eine Plasmaanhäufung an der Stelle, wo später die Teilwand entsteht. Er meint, dass der Kern sich dorthin begeben muss, wo seine Einwirkung nötig ist. Auch Haberlandt (1919) bemerkt, dass vom Kern bestimmt wird, wo eine neue Zellwand auftreten muss. Meine Figuren 12 und 13 zeigen die vorher genannten Stadien, wobei ich ebenso wenig wie Hanstein entscheiden konnte, ob die Kernwanderung eine aktive ist. Es war mir nicht möglich, die Kernteilungsvorgänge unter dem Mikroskop zu verfolgen, weil sie meistens von den in der Zellmitte angesammelten Chloroplasten [1]) verdeckt wurden. Darüber beklagt sich übrigens auch Heitz (1925). In den Figuren 14 und 15 findet man einige Andeutungen von Chromosomen und einer achromatischen Figur; Figur 16 ist einem fixierten Präparate ent-

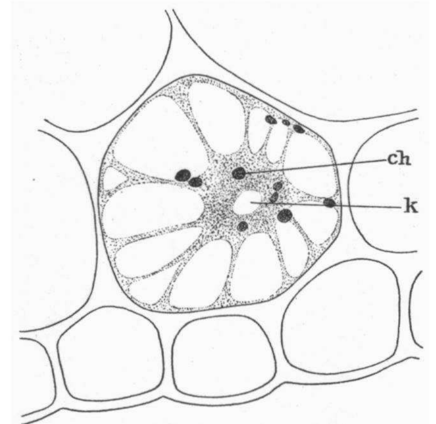


Fig. 13. Kollenchymzelle der Blattunterseite nach 3 Tagen. Zellkern in der Mitte. Vergrösserung 510 ×. k = Kern; ch = Chloroplasten.

[1]) An dieser Stelle dürfte erwähnt sein, dass auch die Epidermiszellen von *Begonia Rex* Chloroplasten enthalten und dass zudem Miehe's Vermutung nicht zutrifft (1926, S. 42).

nommen. Sehr wahrscheinlich liegt hier normale Mitose vor; Nathansohn (1900) und Schürhoff (1906) haben schon gezeigt, dass das Auftreten einer direkten Kernteilung bei der Wundheilung, wie es Massart (1898) behauptete, nicht bewiesen ist.

Die Kernteilung ist immer von einer Zellteilung begleitet. In allen Fällen, wo die Kernteilung beendet war, konnte ich durch Abtötung der Zellen die Anwesenheit einer

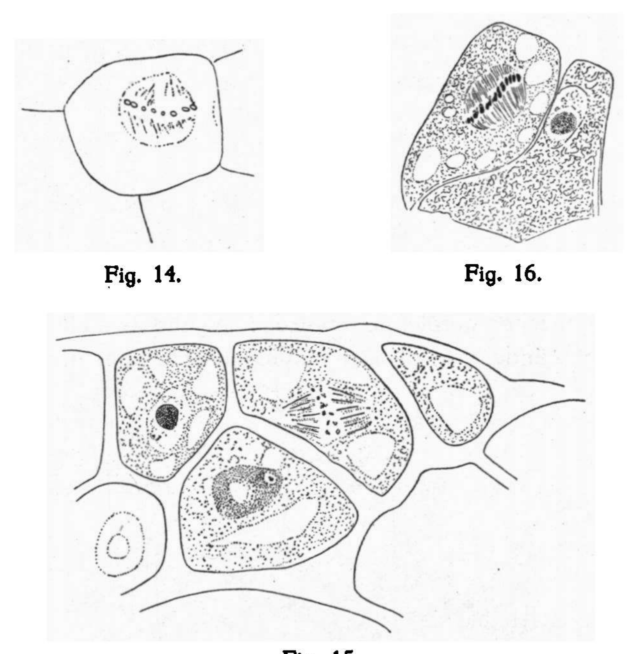


Fig. 14. Fig. 16.

Fig. 15.

Fig. 14. Kernteilung in einer Zelle einer Wurzelanlage nach 9 Tagen. Vergrösserung 1200 ×.

Fig. 15. Kernteilung in einer Epidermiszelle der Blattoberseite nach 7 Tagen. Vergrösserung 1200 ×.

Fig. 16. Kernteilung in einer Zelle einer fixierten Wurzelanlage; nach 19 Tagen in Flemmingscher Fixierungsflüssigkeit, Haematoxylinefärbung. Vergrösserung 1200 ×.

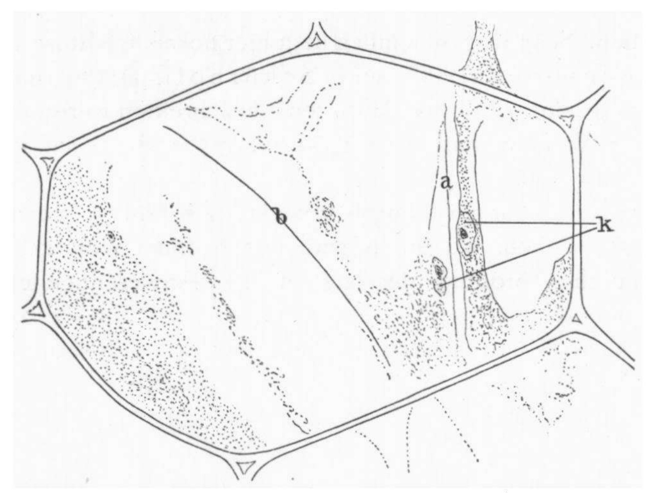


Fig. 17. Parenchymzelle in Chlorzinkjodlösung nach 6 Tagen. Vergrösserung 510 ×. k = Kern; a und b = neue Zellwände.

neuen Zellwand beweisen, wie z. B. in Fig. 17 für eine Parenchymzelle gezeichnet wurde; a und b stellen zwei neue Zellwände vor, die sich im Gegensatz zu der ursprüng-

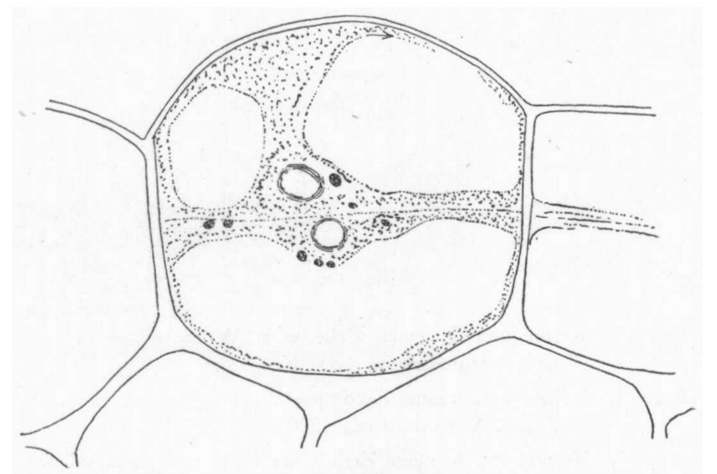


Fig. 18. Epidermiszelle kurz nach der Teilung nach 9 Tagen. Vergrösserung 770 ×.

lichen Zellwand mit Chlorzinkjodlösung nicht violett färbten. Figur 18 zeigt das gleiche für eine Epidermiszelle. Anfangs liegen die Tochterkerne einander gegenüber an der neuen Wand, bald werden sie ihre Wanderung beginnen.

VIII. Schlussbetrachtungen.

Das Auftreten von Protoplasmabändern und -strängen bildet also die Vorbereitung zur ersten Zellteilung und damit den Anfang der Meristembildung. Ich halte es nicht für wahrscheinlich, dass dabei eine Vacuolenteilung stattfindet, weil ich niemals Plasmalamellen, sondern immer Bänder und Stränge fand. Sobald die neue Zellwand gebildet ist, hat jede Tochterzelle eine mehr oder weniger von Protoplasmasträngen durchquerte Vacuole. Es scheint mir nicht unmöglich, dass schon früher durch Plasmaanhäufung eine Vacuolenteilung erreicht wurde, allein ich habe es nicht beweisen können, weil sich in solchen Fällen immer durch künstlich erzeugte Protoplasmakontraktion eine neue Zellwand zeigen liess.

Da die Teilprodukte sich nicht vergrössern ehe sie sich zur neuen Teilung anschicken, muss man wohl annehmen, dass sowohl Kern als Plasmasubstanz an Menge zunehmen, der Zellsaft aber nicht. Demzufolge hat in gefächerten Epidermiszellen jeder Teil einen Kern und relativ viel Protoplasma, aber nur wenig Zellsaft. Kleine Vacuolen bleiben immer sichtbar, wie aus den Figuren 6, 15 und 19 hervorgeht. Sobald die Meristeme sich hügelartig hervorwölben, haben die Vacuolen schon wieder an Grösse zugenommen, wie man auch an jungen Adventivwurzelanlagen dicht hinter der Spitze sehen kann.

Im allgemeinen findet man daher beim Uebergang von ausgewachsenen Zellen in Meristemgewebe die gleichen Stadien, die vom umgekehrten Prozesse bekannt sind, nur in umgekehrter Reihenfolge. Man könnte aus einzelnen Figuren, wie 12 und 13, die ja denen von Went (1890)

stark ähneln, auf die Anwesenheit mehrerer Vacuolen in einer Zelle schliessen, allein ich weise nochmals ausdrücklich daraufhin, dass ich nie Plasmalamellen habe beobachten können und ich bin deshalb der Ueberzeugung, dass diese Zellsafträume miteinander zusammenhängen und nur von Plasmasträngen durchquert werden. Vielmehr möchte

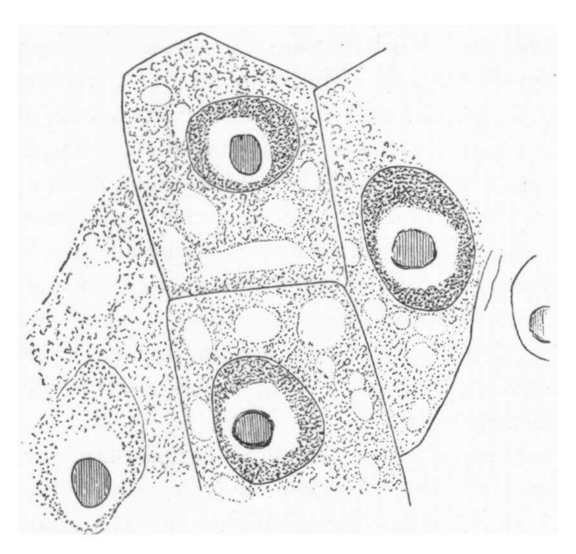


Fig. 19. Zellen einer Wurzelvegetationsspitze mit schaumigem Protoplasma und undeutlichen Vacuolen; um den Nucleolus herum ein heller Hof; die Schnitte wurden nach 9 Tagen angefertigt. Vergrösserung 2200 ×.

ich das Vorkommen dieser Protoplasmastränge, die ständige Bewegung und den Lagerungswechsel nachdrücklich betonen.

Went (1886, 1888, 1890) konnte das Vorkommen von Vacuolen in sehr vielen Meristemen beweisen und er beobachtete dabei einen starken Formwechsel dieser Gebilde, indem sie sich ausdehnten, sich teilten oder zusammenzogen. Bis dahin hatte man allgemein angenommen, dass in so jungen Zellen keine Protoplasmabewegungen vorkommen

(Hofmeister 1867), aber Went wies darauf hin, dass man aus dem starken Formwechsel der Vacuolen auf die Anwesenheit einer Plasmabewegung schliessen muss. Auch Demoor (1895) sah in jungen *Tradescantia*zellen eine Plasmabewegung und de Vries konstatierte einen Zusammenhang zwischen Plasmaströmung und Vacuolenteilung bei Aggregationserscheinungen in *Drosera*-Tentakeln. Sollte man die Vacuolen als den Kernen und Chloroplasten ebenbürtig bezeichnen, in dem Sinne, dass sie sich nur durch Teilung vermehren lassen, wie es sich de Vries (1885) und Went vorstellen, so bieten sich bei der Erklärung der hier beschriebenen Beobachtungen viele Schwierigkeiten, weil man dann annehmen müsste, dass die Vacuolenwand bei der Bildung von Plasmabändern und -strängen einen unbeschränkten Formwechsel ertragen könne. Zu einer solchen Erklärung sah sich de Vries gezwungen, da er bei den genannten Aggregationserscheinungen annahm, dass sich die Vacuolenwand zuerst vergrössert, damit sie die vielen kleinen Vacuolen umschliessen kann, und nachher wieder zusammenschrumpft, wenn der Zustand einer einzigen zentralen Vacuole zurückgekehrt ist. Viel einfacher scheint es mir anzunehmen, dass das Protoplasma da, wo es eine Flüssigkeit berührt, mit der es sich nicht mischen lässt, eine *Grenzschicht* bildet, der zwar andere Eigenschaften zukommen, die aber trotzdem zu dem eigentlichen Protoplasma gehört. Ueber die Natur dieser Grenzschicht kann ich mir kein entscheidendes Urteil erlauben; ich verweise nur auf die Auffassungen von Seifriz (1921), Gaidukov (1906, 1910) und Hansteen-Cranner (1922).

B. EXPERIMENTELLER TEIL.

IX. Ursachen und Bedingungen.

Im Laufe dieser Untersuchung drängte sich immer wieder die Frage auf, durch welche Ursachen und unter welchen Bedingungen die Adventivsprosse und -wurzeln auf den

Blättern der *Begonia Rex* entstehen und sich weiter entwickeln, umsomehr weil fast alle ältere Untersucher sich mit dieser Frage beschäftigt haben. Im Anschluss an den cytologisch-anatomischen Teil entstand so allmählich dieser experimentelle Teil meiner Arbeit.

Vorbedingungen für das Auftreten blattbürtiger Knospen sind immer: günstige Kulturumstände, genügend hohe Temperatur (26—30° C. erwies sich als optimal), genügende Feuchtigkeit, Licht und Nährstoffe (diese letzteren fallen dadurch zusammen, weil ohne Licht keine Nährstoffe gebildet werden). Die *Begonia*-Blätter enthalten zwar eine beträchtliche Stärkemenge, aber man hat nicht untersucht, ob diese zur Bildung neuer Wurzeln und Sprosse ausreichen würde. Elsie Kupfer (1907) hat die Knospenbildung an Blättern von Pflanzen verfolgt, die 2 oder 4 Tage im Dunkeln verweilt hatten und fand, dass die ersteren nur eine geringe, die letzteren gar keine Knospenbildung im Dunkeln zeigten. Stärkefreie Blätter im Licht in CO_2 freier Luft, entwickelten weder Wurzeln noch Knospen.

Dass man bei etwa 30° C. schneller und bessere Resultate erhält, als bei niederen Temperaturen, ist mir wiederholt aufgefallen, wenn ich auch keine genaueren Beobachtungen darüber mitteilen kann. Ausserdem trat bei 18—23° C. öfter Fäulnis ein, sodass die Blätter gänzlich ohne Knospenbildung zu Grunde gingen.

Der Einfluss der Feuchtigkeit wird sich bei der Besprechung der Wurzelbildung und deren Bedingungen noch herausstellen.

In der Gärtnerpraxis werden vorzugsweise alte Blätter von *Begonia Rex* zur Knospenbildung verwendet; auch Regel (1876 S. 465), Wakker (1885) und Lindemuth (1903, 1904) berichten das gleiche. Manchmal standen mir nur jüngere Blätter zur Verfügung, aber für die anatomische Untersuchung brachte dieses keinerlei Schwierigkeiten mit sich, wenn die jungen Pflänzchen auch nicht immer so kräftig waren wie sonst. Vielleicht kann man sagen, dass

an jungen Blättern die Knospenbildung sich auf den Stielpunkt und die oberhalb der Einschneidungen gelegenen Blattnerventeile beschränkt, während man an älteren Blättern auch an den Blattnerven entlang, besonders am Hauptnerv vom Stielpunkt aus, überall Zellhöcker und Knospen findet. Weiter zeigte die anatomische Untersuchung, dass jüngere Blätter sehr kleine Epidermiszellen oberhalb der Blattnerven besitzen und dass die Gefässbündel weniger kräftig ausgebildet sind; demzufolge wölben sich die Blattnerven an der Blattunterseite weniger stark hervor. Regel (S. 465) fand ein abweichendes Verhalten bei den jüngeren Blättern und wies auf die schwächere Entwicklung der Gefässbündel hin. Auch Beyerinck (1882, S. 106) meint, dass das Auftreten der Adventivsprossen mit dem Entwicklungszustande der Gefässbündel zusammenhängen könnte. Mir scheint es sehr wahrscheinlich, dass man hier die Erklärung finden wird für die auffallende Knospenbildung am Hauptnerv vom Stielpunkt aus, wie es oben für ausgewachsene Blätter beschrieben wurde.

Nicht nur das Alter der Blätter, sondern auch die Beschaffenheit der Mutterpflanze zu der Zeit, in der die Blätter abgetrennt wurden, soll einen Einfluss auf die neu gebildeten Pflanzen haben. Sachs (1892 S. 2) beobachtete, dass an Blättern blühreifer *Begonia*-Pflanzen (die Ende Juli ausgelegt wurden) viel früher blühende Sprosse entstanden als an anderen Blättern und er suchte diese Erscheinung durch die Annahme *blütenbildender Substanzen* zu erklären. Goebel (1902) meint, dass man statt deren eine Materialarmut annehmen könnte, welche bekanntlich die Blütenbildung begünstigt. Meine Beobachtungen haben die Sachs' sche Mitteilung nicht bestätigen können, weil ich fast zu jeder Jahreszeit Blüten fand, aber es würde sich sicher lohnen, diese Frage näher zu untersuchen.

Goebel (Organographie S. 39) erhielt bei *Achimenes* viel eher Blütenbildung, wenn er Blätter aus der Blüten-

region als Stecklinge benutzte. Winkler (1903) fand dagegen bei *Torenia* keinen Zusammenhang; die an Blättern entstandenen jungen Pflanzen blühten allgemein sehr früh. Goebel (1908, S. 191) konnte an *Achimenes* zeigen, dass die stoffliche Beschaffenheit zu verschiedenen Jahreszeiten nicht dieselbe ist, indem er an gegen das Ende der Vegetationsperiode gesteckten Blättern statt Adventivsprosse nur Zwiebelknöllchen am Blattunterende fand. Das gleiche konstatierte Wakker (1885) bei *Begonia discolor* (*B. Evansiana*) und er betrachtete dieses als einen Beweis, dass diese Pflanze auch durch vegetative Vermehrung der Ruheperiode (als blattlose Zwiebelknolle) nicht entgehen kann. Etwas Aehnliches fand ich im Spätherbst und in anderen ungünstigen Jahreszeiten sowohl an isolierten als auch an anderen an der Pflanze eingeschnittenen Blättern der *Begonia Rex*: eigenartige Verdickungen der Sprossachse, woraus Knospen und Wurzeln zum Vorschein kamen. Doposcheg-Uhlar (1911) konnte im Sommer bei der *Begonia discolor* diese Knöllchenbildung dadurch erreichen, dass er seine Pflanzen mit einer den knollenbildenden Pflanzen im vorigen Herbst entnommenen Substanz injizierte. Sollten sich diese Untersuchungen bestätigen lassen, so müsste man die Sachs' schen organbildenden Substanzen als extrahierbare Enzyme betrachten. Vorläufig müssen wir aber die Richtigkeit dieser Theorie noch dahingestellt sein lassen und können uns den Auffassungen von Goebel oder Winkler anschliessen. Winkler (1904) hat aus seinen Beobachtungen an *Passiflora* abgeleitet, dass „der Ort, an dem das Blatt an der Mutterpfanze stand, nicht nur Einfluss auf die äussere Form des Blattes, sondern auch auf die Qualität des von diesem regenerierten Sprosses hat". Goebel (1908) geht weiter, denn er meint, „dass es für die Beschaffenheit der Blattregenerate nicht auf den Ort, dem das Blatt entnommen ist, sondern auf seine *innere Beschaffenheit*, die auf bestimmten

Entwicklungsstadien je nach dem Orte eine verschiedene, aber auch für alle Blätter, mögen sie einen Ort einnehmen, welchen sie wollen, dieselbe sein kann."

Betrachten wir jetzt zuerst die Folgen einerseits der Abtrennung, andererseits der Verwundung bei Blättern von *Begonia Rex*.

X. Abtrennung.

Gelegentlich wurden Blätter der *Begonia Rex* von der Pflanze abgetrennt und ohne Schnitte auf feuchte Erde ausgelegt. Immer traten dann im früher genannten Stielpunkte nur Adventivknospen auf und am Blattstiel Wurzeln und Knospen. Aus der Blattfläche entwickelten sich nie Knospen, auch nicht wenn der Versuch bis 5 Monate lang fortgesetzt wurde. Ein Einfluss von der Schnittfläche des Blattstieles kann dabei kaum ausschlaggebend sein, denn auch wenn dem Blatte ein 10 cm langer Blattstiel gelassen wurde, traten stets Adventivknospen im Stielpunkt auf.

Einmal traf ich eine Knospe im Stielpunkt eines Blattes an, das sich an einer jungen Pflanze im Treibhaus in Cantonspark (Baarn) befand. Auf einem anderen Blatte derselben Pflanze entstanden nachher ebenso Knospen, die aber keine weitere Entwicklung zeigten. Ein anderesmal entdeckte ich grosse Adventivknospen auf einigen Blättern einer *Begonia*-Pflanze, die einen dunklen Standort in einem Treibhaus des Utrechter Botanischen Gartens hatte und zwar zweimal im Stielpunkt und einmal an einer willkürlichen Stelle eines Blattnerven. Eines von den erstgenannten Blättern, dessen Knospen noch sehr wenig fortgeschritten waren, wurde von der Pflanze abgetrennt und nun entwickelten sich diese Knospen viel schneller als auf einem Kontrollblatt. Von den zwei anderen Blättern hatte eines einen an der Basis teilweise gefaulten Blattstiel. Daraufhin habe ich an anderen Pflanzen von *Begonia Rex* die Blattstiele halbwegs durchgeschnitten, jedoch ohne jeden Erfolg,

wie uns weiter nicht wundern kann, wenn wir uns überlegen, dass die Gefässbündel im Blattstiel ringförmig angeordnet sind. Demzufolge kann man das Auftreten blattbürtiger Knospen an der Pflanze nicht auf Blattstielfäulnis zurückführen. Die Adventivsprosse der obengenannten Blätter entwickelten sich weiter als kräftige kleine Pflanzen bis einer der Blattstiele plötzlich ganz verfaulte und damit auch das Blatt und dessen Sprosse zu Grunde gingen. Die Blattspreite des letzten Blattes war nach 4 Monaten verfault, sodass sich die junge Pflanze am apikalen Ende des Blattstieles befand. Leider ging einige Monate später auch dieser Blattstiel durch Fäulnis zu Grunde, ohne dass ich Gelegenheit gefunden hatte, zu untersuchen, ob die von Kny (1904) beschriebenen anatomischen Veränderungen im Blattstiel auch hier aufgetreten waren.

Goebel (1903, S. 192, 1908, S. 152) erhielt Knospen im Stielpunkt eines Blattes, nachdem er verschiedentlich alle Vegetationspunkte weggenommen hatte. Derartige Versuche blieben bei mir bis jetzt ohne Erfolg; deshalb was es auffallend, dass die obenangeführten Pflanzen ganz normal aussahen und weiterwachsende Vegetationsspitzen hatten.

Es ist mir ebensowenig wie Küster (1903, Bemerkg. auf Seite 317) gelungen, eine Ursache für das spontane Auftreten blattbürtiger Knospen an Pflanzen von *Begonia Rex* aufzudecken. Goebel (1903, S. 137) berichtet, dass bisweilen an alten Pflanzen an unverwundeten Blättern Knospenbildung eintritt. Winkler (1908, S. 14) beobachtete sogar einen Fall, wo im Stielpunkt beblätterte Triebe aufgetreten waren, „deren Blätter ihrerseits eine dritte Generation im Knospenzustande trugen". Eine derartige Wiederholung habe ich nicht feststellen können.

Was bedeutet nun die Abtrennung des Blattes für das Blatt an sich? Erstens hat man es dabei mit einer Unterbrechung des Zusammenhanges mit der ganzen Pflanze zu tun. Ich habe schon angeführt, dass Goebel bei *Begonia*

Rex und ebenso bei *Utricularia* (1904) durch Entfernung der Vegetationsspitzen denselben Erfolg erhielt wie durch Abtrennung des Blattes. Weil Goebel annimmt, dass die oberhalb der Blattnerven gelegenen Epidermiszellen der *Begonia* zu Neubildungen „disponiert" sind, sieht er keinen prinzipiellen Unterschied mit *Bryophyllum*, wo bekanntlich Blattknospen in den Blattkerben angelegt sind. Nach meiner Meinung soll man scharf unterscheiden zwischen dem Entstehen von Adventivknospen und deren Weiterentwicklung. Dennoch können die an *Bryophyllum* gewonnenen Schlussfolgerungen auch für *Begonia Rex* gelten und deshalb möchte ich die wichtigsten hier kurz zusammenfassen.

Wakker (1885) erhielt Weiterentwicklung der blattbürtigen Knospen sowohl durch Abtrennung der Blätter als durch Unterbrechung des Zusammenhanges mit dem Wurzelsystem, nicht aber durch Entfernung der Vegetationsspitze. Hieraus und aus der Entwicklung blattbürtiger Knospen eines in Wasser untergetauchten Blattes schliesst Wakker, dass die Ursache dieser Entwicklung die Unterbrechung der Wasserbewegung in der Pflanze sei. Goebel (1908) erreichte dasselbe entweder durch Entfernen oder durch Eingipsen der Vegetationsspitzen und meint darum, dass „das Unterbleiben des Austreibens an normalen unverletzten Pflanzen bedingt wird durch die Inanspruchnahme der Leitungsbahnen von Seiten der *normalen* Organanlagen (1902, S. 423); es besteht also zwischen diesen und den blattbürtigen Sprossen eine Korrelation, welche bei Durchschneiden oder Störung der Leitungsbahnen aufgehoben wird." Zwar konnte er auch dadurch Austreiben der Knospen erhalten, dass die Wurzelbildung der Stecklinge unterblieb (1908), aber im Gegensatz zu Wakker schreibt er diesen Erfolg der Wurzelentwicklung und nicht der Wasserbewegung zu. Loeb (1915, 1917) betrachtet die Weiterentwicklung der blattbürtigen Knospen als eine Folge der Blattabtrennung und er meint, dass infolge

dieser Abtrennung eine völlige Unterbrechung des Nährstoffstromes eintreten muss; die von den Blättern gebildeten Assimilate werden nicht mehr von den wachsenden Vegetationsspitzen weggesaugt und sollen jetzt die Entwicklung der Adventivknospen und Wurzeln fördern. Auch an einem Blatt sollte die Entwicklung einiger Knospen eine Hemmung für die übrigen bedeuten, meint Loeb (1916). Reed (1923) hat demgegenüber gezeigt, dass von einem abgetrennten Blatte nur die Knospen sich weiter entwickeln werden, die mit der feuchten Erde in direkte Berührung kamen; auch wenn einige Knospen schon getrieben hatten, konnten andere noch dazu gebracht werden, indem er sie der Feuchtigkeitseinwirkung aussetzte. Diese Erfahrungen widersprechen also der Loeb'schen Behauptung, dass von den wachsenden Organen so viele Nährstoffe herangesaugt werden, dass den Anlagen nicht genügend zur Entwicklung übrigbleibt; auch Goebel (Organographie, S. 35) erklärt die Beseitigung der Entwicklungshemmung durch die Hauptvegetationsspitze, als eine Beseitigung der Anziehung für Nährstoffe. Mc. Callum (1905) glaubt nicht, dass ein Nährstoffstrom Entwicklungsursache für schlafende Knospen sein kann; vielmehr werden die Nährstoffe dorthin strömen müssen, wo sie am meisten verbraucht werden, d. h. also, wo das stärkste Wachstum stattfindet. Er konnte die blattbürtigen Knospen auch dadurch zur Entwicklung veranlassen, dass er die Tätigkeit der Hauptvegetationsspitze in einer Wasserstoffatmosphäre hemmte. Child und Bellamy (1920) konnten die vom Vegetationspunkt ausgehende Entwicklungshemmung durch lokale Abkühlung unterbrechen.

Zusammenfassend sehen wir also, dass man bislang noch keine allgemein gültige Deutung der bei *Bryophyllum* vorliegenden Erscheinungen gefunden hat.

Wie steht es nun um *Begonia Rex?* Weshalb müssen hier nach Abtrennung der Blätter von der Mutterpflanze

Adventivsprosse auftreten? Wakker meint, dass man es hier nicht mit einer Störung der Wasserbewegung zu tun hat, weil bekanntlich schon sehr bald Rhizoiden und später Adventivwurzeln auftreten. Ueberhaupt wird man hier keine starke Wasserbewegung finden, da man die abgetrennten Blätter sehr feucht hält, sodass die Transpiration sehr eingeschränkt sein muss. Merkwürdigerweise schreibt Erwin Smith (1919, 1920) das Entstehen der Adventivsprosse bei *Begonia phyllomaniaca* der gestörten Wasserbewegung zu. Diese Pflanze hat die Eigentümlichkeit, dass Blätter, Blattstiele und Stengel manchmal ganz von kleinen Adventivsprossen überdeckt sind. Wakker (1885) untersuchte das Entstehen von Adventivknospen nur an isolierten Blatt- und Stengelteilen der *Begonia phyllomaniaca*. Goebel (1908, S. 154) beobachtete „eine Periodizität im Auftreten der Adventivsprosse: diese war im Winter eine sehr reichliche, im Sommer setzte sie aus". Er meinte diese Periodizität darauf zurückführen zu können, dass im Sommer von den wachsenden Sprossvegetationspunkten mehr Nährstoffe verbraucht werden als im Winter, wo fast kein Wachstum stattfindet und demzufolge das nun überschüssige Material zur Bildung der Adventivknospen Verwendung finden kann. An einer Pflanze entfernte er alle Vegetationspunkte und da entwickelten sich ungemein reichlich Adventivsprosse, während eine nicht entknospte Pflanze gar keine hatte. Erwin Smith erhielt zu jeder Jahreszeit Adventivknospen an jungen Blättern und Stengelteilen, wenn er die Wurzeln stark beschädigte. Die von Goebel konstatierte Periodizität könnte man nach seiner Meinung einem regelmässigen herbstlichen Umtopfen zuschreiben. Sandt (1921 S. 364) berichtet, dass er in Gegensatz zu Goebel im Winter keine Adventivknospen erhalten konnte, wohl aber Mitte Mai. Erwin Smith meint, dass Wasserverlust hier reizauslösend wirkt, weil er auch an Stecklingen (wobei er diese einige Tage lang

eintrocknen liess) oder an Pflanzen, die auf kurze Zeit kein Wasser erhielten, Entwicklung der Adventivsprosse erzielen konnte.

Die Ableitung der assimilierten Nährstoffe ist durch die Abtrennung der Blätter selbstverständlich verhindert worden. Ich versuchte eine Ableitung zu erreichen, indem ich die Blätter mit dem Stiel in Wasser stellte und Schnittfläche sowie Wasser regelmässig erneuerte. Dennoch wurden nach 12 Tagen im Stielpunkt Adventivknospen sichtbar. Scheinbar kann man in dieser Weise keine genügende Ableitung erreichen (vgl. Benecke und Jost I., S. 283). Mathuse (1906) und Simon (1920) schreiben ein nachträgliches Wachstum der als Stecklinge verwendeten ausgewachsenen Blätter der übermässigen Ernährung zu, infolge Mangel an Ableitung der Assimilate. Es war sehr leicht, diese Beobachtungen und die von Lindemuth (1903, 1904) an Blättern von *Begonia Rex* zu bestätigen, denn nachdem die Blätter flach auf der Erde ausgebreitet worden waren und an den Rändern mit Steinen belastet, hatten sie sich nach einigen Tagen aufgewölbt infolge Oberflächenvergrösserung. Ausserdem habe ich einige Messungen an dem Hauptnerven und einem senkrecht darauf verlaufenden Blattnerven ausgeführt, wenn diese Messungen auch sehr durch das Auftreten der jungen Pflänzchen und die am Blattrande eintretende Fäulnis behindert wurden. Die Verlängerungen betrugen dabei maximal 1,8 und 1,0 cm. für die genannten Nerven, deren Endlänge 17,3 und 9,8 cm. war. Es scheint mir sehr wahrscheinlich, dass man diese Oberflächenvergrösserung, die nach Lindemuth nur durch Zellvergrösserung und nicht durch Zellteilung hervorgerufen wird, grösstenteils der übermässig hohen Feuchtigkeit zuschreiben muss, deren Einfluss u. a. von Funke (1923) nachgewiesen wurde.

Obwohl man meiner Meinung nach weder die Unterbrechung der Wasserbewegung noch die verhinderte

Nährstoffableitung als direkte Ursache der Entstehung blattbürtiger Knospen bei *Begonia Rex* betrachten darf, so muss beidem doch sicher irgendwelcher Einfluss zugeschrieben werden.

XI. Verwundung.

Hierbei denkt man wohl allererst an einen direkten Einfluss der Verwundung: *Wundreiz*. Bekanntlich können dadurch Protoplasmaströmung und Kernwanderung auftreten, wie auf Seite 315 schon erwähnt wurde. Ganz allgemein werden von einem Wundreiz in den an die Wunde grenzenden Zellschichten Zellteilungen ausgelöst, wodurch Wundkork oder Wundkallus gebildet wird (vgl. Stoll 1874). Bei *Gnetum Gnemon* entstanden sogar endogene Kallusknospen nachdem von einer Schildlaus oder künstlich mit einer Nadel eine Stichwunde angebracht worden war (van Beusekom 1907). Haberlandt (1921) stellt sich vor, dass von den getöteten Zellen *Teilungssubstanzen* oder *Hormone* gebildet werden, die in den angrenzenden Zellen Teilungen auslösen können. Wurden bei einer *Kohlrabi* die plasmatischen Reste der verwundeten Zellen durch kräftiges Spülen entfernt oder wurden *Crassulaceen*-Blätter durchgerissen statt durchgeschnitten, sodass keine Zellverwundung eintrat, so konnte er weder Zellteilung noch Kallusbildung beobachten.

Auffallend ist, dass die neu aufgetretenen Zellwände immer parallel der Wundfläche orientiert sind (mit Ausnahme der Untersuchungen von Kny, 1896, wo Gewebestreifen einer Ausdehnung unterworfen wurden und dadurch Teilwände senkrecht zur Wunde auftraten). Daraus könnte man auf eine Diffusion eines unbekannten Wundreizes oder Wundhormons schliessen.

Neben Wundhormone, die sich nur in nächster Umgebung der Wunde bemerkbar machen, nimmt Haberlandt Teilungssubstanzen an, die aus dem Leptom hervorgehen

sollen. Er fand nämlich 1913, dass in kleinen *Kartoffel-*Gewebestückchen nur dann Teilungen eintraten, wenn sie Leptom-Elemente enthielten. Diese Untersuchungen wurden 1914 von ihm und 1918 von Lamprecht weitergeführt; letzterer arbeitete mit kleinen Blattstücken u. a. von *Peperomia* und *Bryophyllum*, die er tangential spaltete und wobei er immer einen Einfluss des Siebteiles nachweisen konnte.

In diesem Zusammenhange fiel es mir auf, dass die ersten Teilungen stets in einiger Entfernung der Schnittwunde in Parenchymzellen neben dem Siebteil auftraten, wie es auf Seite 311 beschrieben wurde. Merkwürdig ist nur, dass ein derartiger Einfluss des Phloems sich *nur oberhalb* der Wunde verfolgen liess, während der Wundreiz beiderseits sichtbar ist und zwar durch das Auftreten eines Wundgewebes, durch das die Wundränder stark geschwollen erscheinen. Auffallend ist es weiter, dass die vom Siebteil ausgeübte Reizwirkung nur nach einer Verwundung auftritt. Haberlandt (1913) stellt sich eine Zusammenwirkung mit dem Wundreize vor, oder eine verstärkte Bildung und Ausscheidung der Reizsubstanzen infolge der Verwundung. Im Anfang (1913) hält er es für möglich, dass sich hier ein Wachstumsenzym im Sinne Beyerinck's vorfinden sollte, später redet er von Hormonen und bestreitet Magnus' (1914) Vermutung, dass es sich um eine Ausscheidung diastatischer und oxydativer Fermenten handeln könnte.

Man könnte auch annehmen, dass kein prinzipieller Unterschied vorliegt zwischen dem Reiz der verwundeten oder getöteten Zellen und dem Teilungsreiz des Phloems, sondern dass der Wundreiz vom Siebteil weiter geführt wird und zwar nur in *apikaler* Richtung. Eine derartige Funktion des Siebteiles hat schon Goebel (1908, S. 223) angenommen und Kretzschmar (1904) fand das gleiche, aber in basaler Richtung, für die Verbreitung der Plasmaströmung nach einer Verwundung. Die Orientierung der

zuerst auftretenden Zellwände, wie sie aus meiner Figur 3 hervorgeht, spricht ja für die Diffusion eines Reizes aus dem Siebteil des Gefässbundels. Ausserdem weist auf eine Reizleitung die mitgeteilte Beobachtung hin, dass man in der Nähe der Schnittwunde schon in Teilung begriffene Epidermiszellen findet, die sich an geteilte Parenchymzellen anschliessen, während man zur gleichen Zeit in den Nebenschnitten nur Plasmabänder- und -stränge im Parenchym findet. Diese Parenchymzellen werden von van Tieghem (1882) als zu dem *Perizykel* gehörend betrachtet. Nun hat Nemec (1905) bei Regenerationserscheinungen an Wurzeln bemerkt, dass die Perizykel- oder Perikambiumzellen länger als sonstiges Gewebe teilungsfähig bleiben; Simon (1904) konnte überhaupt keine Regeneration erhalten, wenn das Perikambium entfernt worden war. Eine derartige Rolle könnte man auch dem Perizykel im *Begonia*blatt zuschreiben; eine Erklärung der erhaltengebliebenen Teilungsfähigkeit liegt damit natürlich nicht vor, ebensowenig wie bei Miehe (1926), der diese Zellen zu den *Archiplasten* rechnet; ausserdem unterscheiden sie sich nur dadurch von den benachbarten Parenchymzellen, dass sie einseitig einem Gefässbündel anliegen.

Neben direkten Folgen der Verwundung treten mehrere indirekte auf. Die Gefässbündel werden durchschnitten und damit werden abermals Nährstoffleitung und Wasserzufuhr unterbrochen. Man könnte daher erwarten, dass an Blättern, die nicht von der Mutterpflanze abgetrennt, sonst aber wie üblich eingeschnitten wurden, ähnliche Resultate erzielt werden müssten. Dieses trifft aber nicht ganz zu, denn auch wenn ich solche Blätter zur Erde herunterbog und mit kleinen Steinen belastete, brauchte es sehr viel mehr Zeit als normal, ehe oberhalb der Schnitte Knospen auftraten. Adventivwurzeln entstanden schon viel früher, auch bei Pflanzen, die bloss unter einer Glasglocke gehalten wurden. Goebel (1908, S. 152) hat unter dem Blatt ein

Stück Pappe angebracht und dadurch die Schnittfläche feucht gehalten; auch dann „dauerte es viel länger, bis der Vorgang eintrat als an einem abgeschnittenen Blattstücke" [1]). Im Stielpunkt zeigten sich aber in diesen Versuchen niemals Adventivknospen, während deren Auftreten an abgetrennten Blättern in keiner Weise verhindert werden konnte, auch nicht indem die Blattnerven alle in der Nähe des Stielpunktes durchschnitten wurden. Der auf Seite 336 mitgeteilte Versuch wurde auch mit eingeschnittenen Blättern gemacht; es traten sowohl im Stielpunkt als oberhalb der Schnitte Knospen auf. (Phot. N°. 1).

Sehr verbreitet ist die Meinung, dass durch Leitbündelunterbrechung oberhalb der Schnittwunde eine Anhäufung von Nährstoffen eintreten muss und dass sich infolgedessen Adventivknospen bilden oder schlafende Augen weiter entwickeln müssen. Sachs (1879) redet von einer Anhäufung spross- und wurzelbildender Substanzen (vgl. S. 345) und Wiesner (1892) denkt sich eine Anhäufung plasmatischer Substanzen oberhalb der Schnittwunde. Czapek (1897) fand oberhalb einer Ringelung eine mikroskopisch nicht nachweisbare Stärke-Anhäufung und meint auch, dass durch die Unterbrechung der Leitungsbahnen Spross- und Wurzelbildung ausgelöst werden. Winkler (1912) stellt sich vor, dass Nährstoff-Anhäufung wohl nicht als primärer Reiz, aber allenfalls fördernd wirken muss, wie es Nemec (1905) bei Wurzeln bewiesen hat.

Die Blätter von *Begonia Rex* enthalten beträchtliche Stärkemengen im Blattparenchym; jedoch habe ich niemals oberhalb der Schnittflächen eine Stärkeanhäufung beobachten können, weder makroskopisch mit der Jodprobe an ganzen Blättern, noch mikroskopisch in Schnitten. Eine Hälfte eines vorher isolierten Blattes wurde am Ende

---

[1]) Bei *Bryophyllum* konnte Goebel, bei *Crassula multicava* Figdor (1918) eine Entwicklung der Randknospen erhalten, wenn der Mittelnerv des Blattes durchschnitten wurde.

eines sonnigen Tages in siedendem Wasser abgetötet und in warmem Alkohol entfärbt, während die zweite Hälfte am nächsten Morgen in gleicher Weise behandelt wurde. Beide zeigten, in eine Jodlösung gebracht, eine gleichmässig dunkle Farbe; nur um die Schnittwunden herum waren helle Ränder. Die mikroskopische Untersuchung ergab oft in den ersten 5 Schnitten keine oder nur Spuren von Stärke, sowohl unterhalb als oberhalb des Schnittes; in grösserer Entfernung trat viel mehr Stärke auf. Ebenso war bei dem auf Seite 336 beschriebenen Versuch auch unterhalb der Schnitte Stärke nachweisbar, während bei einem Blatte, das an der Pflanze eingeschnitten worden war, nur noch oberhalb der Einschnitte Stärke auftrat. Früher nahm man allgemein an, dass lösliche Umbildungsprodukte der Stärke abgeleitet werden können und deshalb glaubte ich durch den Stärkenachweis eine Einsicht in die Stofftransportverhältnisse der *Begonia*blätter zu bekommen. Tollenaar (1924) zeigte aber, dass die Stärke eines *Nicotiana*-Blattes nur veratmet werden kann und demnach nicht als transitorische Stärke aufzufassen ist. Ob dieses auch für *Begonia*blätter zutrifft, ist noch nicht untersucht worden. Wie dem auch sei, eine Stärkeanhäufung oberhalb der Leitbündelunterbrechung scheint mir nicht gut vorstellbar, solange es sich nicht um die Bildung speichernder Organe handelt, wie es in den Versuchen von Simon (1920) mit *Sinningia*-Blättern der Fall war. Auch Simon betrachtet die ersten Zellteilungen als direkte Folgen der Verwundung, wenn er auch glaubt, bewiesen zu haben, dass ein Zusammenhang zwischen Stoffstauung und Gewebeneubildung besteht.

Den Einfluss der Gefässbündelunterbrechung zeigen einige Versuche, wobei ich nur den sich unterseits hervorwölbenden Teil eines Blattnerven einschnitt, sodass Epidermis, Kollenchym und Chlorophyllschicht unversehrt blieben. Die ersten derartigen Versuche wurden an abgetrennten Blättern im warmen Treibhaus ausgeführt (Bodentemperatur 23—25° C.)

Es traten meistens nur im Stielpunkt Adventivknospen auf, vereinzelt auch solche oberhalb der Schnittwunde, wobei es aber nicht ausgeschlossen schien, dass die Wunde durch Fäulnis eine normale geworden war. Nachher wurden diese Versuche im Keimkasten angestellt, wo die Temperatur günstiger und die Feuchtigkeit konstanter gehalten wurde. Jetzt traten oberhalb der Schnittwunden Adventivknospen auf, wenn auch nicht so schnell wie in den Kontrollversuchen; ausserdem hatten sich in der letzten Versuchsreihe

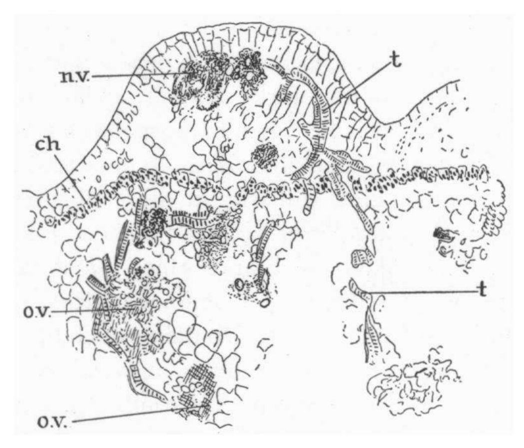


Fig. 20 Querschnitt einer Blattnervenhypertrophie nach ca. 1 Monat. Vergrösserung 35 ×. o.v. = ursprüngliches Leitbündel; n.v. = neugebildetes Leitbündel; ch = Chlorophyllschicht; t = Tracheiden und Tracheen.

an der morphologischen Unterseite (auch oberhalb der Wunde) viele grosse Adventivknospen gebildet. Manchmal konnte ich äusserlich an der Blattoberseite eine Hypertrophie des Nervengewebes beobachten; die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass im Kollenchym eine Gefässbündel verbindung aufgetreten war, wie in Fig. 20 gezeichnet wurde. Es stellte sich heraus, dass die Unterbrechung der Leitbündel durch die Bildung einer Gefässbündelbrücke

aufgehoben worden war. In der Mitte der Brücke fand ich in mikroskopischen Präparaten neue Leitbündel im Kollenchym und in anderen Schnitten sah ich den Längsanschluss an dem ursprünglichen Gefässbündel (Fig. 20).

Derartige Versuche wurden auch angestellt mit Blättern, die ich an der Mutterpflanze im warmen Treibhaus ohne Glasglocke liess. Nach 15 bis 20 Tagen waren an der Blattoberseite Hypertrophien zu sehen, die auch hier auf neugebildete Gefässbündelverbindungen zurückzuführen waren. Obgleich ich diese Blätter viele Monate hindurch beobachtete (in einem Fall sogar während 6 Monate) zeigten sich keine weiteren Stufen der Regeneration, sogar keine Wurzelbildung. Es scheint, dass man diesen Misserfolg der wiederhergestellten Gefässbündelverbindung zuschreiben muss; ganz sicher bin ich der Sache nicht, weil ich diese Versuche nicht unter günstigeren Versuchsbedingungen wiederholt habe. An abgetrennten Blättern scheint der Einfluss der partiellen Verwundung gross genug, dass Adventivbildungen, wenn auch verzögert, entstehen können. Auch von anderen Untersuchern wird über eine derartige Reparation der Gefässbündelverbindung berichtet. Simon (1908) fand an Stengeln, wo er die Gefässbündel zum grössten Teil durchschnitt, nach 10 bis 14 Tagen schon Verbindungen von den verwundeten mit den unversehrten Leitbündeln, welche dadurch zustandekamen, dass Markzellen direkt oder indirekt (nach vorhergehender Teilung) in Tracheiden mit netzartigen Wandverdickungen umgebildet wurden. Eine derartige Umbildung habe ich auch an Blattparenchymzellen der *Begonia Rex* beobachten können. Weil nur das basale Ende sich an dieser Wundheilung beteiligte, glaubte Simon, dass dem Wundreiz hierbei keine Bedeutung zukommt. Das gleiche fand Freundlich (1909) bei Dikotylen-Keimpflanzen, wo am basalen Ende des durchschnittenen Blattnerven Tracheidennester auftraten, woraus sich eine Tracheidenbrücke entwickelte; das apikale

Ende zeigte keinerlei Reaktion. An Blättern der *Begonia Rex* hat er den stärksten Blattnerv durchschnitten, worauf sich basalwärts eine Brücke entwickelte, die auf einem möglichst kurzen Weg, seitwärts um die Wunde herum, das apikale Blattnervenende zu erreichen suchte. Die Brücke war aufgebaut von Tracheen und Tracheiden, die meistens indirekt aus Parenchymzellen hervorgegangen waren.

In anderen Versuchen habe ich nur die Blattoberseite verwundet und dennoch traten nach einiger Zeit Zellhügel auf. Leider habe ich nachträglich nicht kontrolliert, ob nicht auch die oberen Gefässbündel teilweise verwundet worden waren, sodass ich diese Versuche weiter nicht verwerten möchte. An der Pflanze wurden Blätter in derselben Weise verwundet, aber dann waren auch nach 4 Monaten keine Erfolge zu verzeichnen. Goebel (1908, S. 151) fand, dass bei *Achimenes* eine leichte Knickung des Blattes genügte, um oberhalb der Einbiegungsstelle Adventivsprosse zu produzieren und bei *Streptocarpus* hatte sogar eine kleine Beschädigung der Blattoberseite genügt.

Im vorhergehenden zeigte ich, dass ich bei *Begonia Rex* stets Wurzelbildung dadurch hervorrufen konnte, dass ich die Blattnerven durchschnitt, vorausgesetzt, dass genügend grosse Feuchtigkeit vorhanden sei. Streng genommen wurde immer das *Austreten* und nicht die *Anlage* der Wurzel beobachtet; wenn ich mikroskopisch nachprüfte, so fand ich doch niemals ein abweichendes Verhalten. Goebel (1916) weist auf die Wurzelbildung infolge Ringelung des Stengels bei *Salix* hin, wobei man keine Störung der Wasserbewegung annehmen kann. Nur die Stoffleitungsbahnen zu den Wurzeln sind hier unterbrochen. Lundegårdh (1913) konnte aber bei *Coleus* Wurzelbildung erhalten durch eine Längswunde, wodurch der Stofftransport nicht gestört sein kann; somit kann hier nur der Wundreiz einwirken.

Ich möchte aus meinen Versuchen schliessen, dass viel-

mehr als die Leitbündelunterbrechung (die wieder aufgehoben werden kann), die Verwundung an sich ausschlaggebend ist für die Bildung der Adventivsprosse und Wurzeln, wenn auch die verzögerte Entwicklung der blattbürtigen Knospen an der Pflanze nicht ganz dafür spricht.

XII. **Polarität.**

Vöchting (1878) weist schon darauf hin, dass am basalen Ende eines durchschnittenen Blattnerven der *Begonia Rex* sowohl Knospen als Wurzeln entstehen. Er sucht dieses vom Normalen abweichende Verhalten, (an isolierten Spross- und Wurzelteile findet man bekanntlich Adventivknospen am apikalen, Wurzeln am basalen Ende) dadurch zu erklären, dass er hinweist auf die beschränkte Wachstumsperiode eines Blattes im Gegensatz zu dem unbegrenzten Wachstum von Stengel und Wurzel. Den polaren Gegensatz schreibt Vöchting einer inneren Kraft zu, „deren Bestreben dahin gerichtet ist, an der Spitze des isolierten Zweigstückes Triebe, an der Basis Wurzeln zu bilden". Am stärksten tritt diese Kraft an den morphologischen Enden eines Stengels oder einer Wurzel auf, deren Lage man durch einen Schnitt oder sogar durch eine Ringelung bestimmen kann. Schliesslich sollten auch ganz kleine Organteile, also auch die einzelnen Zellen, diese Kraft enthalten (1882, 1908). Fitting (1903) betrachtet sogar die Polarität als eine Eigenschaft der lebenden Substanz. Vöchting hat schon darauf hingewiesen, dass die Polarität an jungen Zweigen am schärfsten ausgesprochen ist und er hat ebenso wie Küster (1904) und Winkler (1912) einen Einfluss der äusseren Bedingungen beobachtet.

Sachs (1879) nimmt im Anschluss an Duhamel an, dass in den Blättern spezifische Substanzen erzeugt werden, welche zu den Wurzelspitzen bezw. zu den Sprosspitzen abgeleitet werden sollten. Demzufolge müssen sich bei der Isolierung eines Stengel- oder Wurzelteiles an der basalen

Schnittfläche wurzelbildende und an der apikalen Schnittfläche sprossbildende Stoffe anhäufen, wodurch sich das Auftreten dieser Organe an den genannten Stellen erklären liess. Aus einem Blatte werden alle Substanzen in einer Richtung, basalwärts, abgeleitet und daher sollte nach Durchschneiden eines Blattnerven bloss am basalen Ende alle Neubildungen auftreten. Im Grunde vertritt Goebel (1908, S. 244) noch denselben Standpunkt, wenn er annimmt, „dass schon in unverletztem Zustand zu den Sprossvegetationspunkten hin anderes Baumaterial wandert als zu den Wurzeln". Die Polarität ist nach Goebel (1905, S. 407) und Morgan (1907) der Ausdruck der in den Pflanzen vorhandenen Baustoffverteilung. Am Blatte, wo nur eine Strömungsrichtung vorhanden ist, werden beiderlei Neubildungen basal auftreten und es wird nun auch verständlich, meint Goebel, weshalb die Leitungsbahnen bei der Polarität so von Bedeutung sind. Vöchting (1878) hat übrigens auch schon an Ernährungseinflüsse gedacht, hielt aber scheinbar die Polarität für wichtiger. Nach Beyerinck (1882) hat der aufsteigende Strom im Xylem einen besonderen Einfluss auf das Entstehen der Knospen am apikalen Ende eines isolierten Pflanzenteiles, während der absteigende Strom im Phloem die Wurzelbildung am basalen Ende fördern sollte. Auch Lundegărdh (1913) stellt sich die Frage, ob nicht die Polarität in einer Neigung, die Stoffe in gewisser Richtung zu leiten, begründet sei. Mc. Callum (1905) glaubt nicht an einen Nährstoffeinfluss. Durch Leitbündelunterbrechung sollte die hemmende Wirkung der abgetrennten Teile ausfallen; bei einer Ringelung sollte sich die Hemmung der Wurzel auf den unterhalb der Wunde gelegenen Zellen zeigen und der gleiche Einfluss der Sprosse auf den oberhalb der Ringelung gelegenen Zellen. Wakker (1885, S. 68) meint, dass bei der Regeneration eines Pflanzenteiles Knospen und Wurzeln an dem Ende neu gebildet werden, wo sie verloren gingen.

Die Verwundung betrachtet er als Entstehungsursache der Knospen und Wurzeln; zweckmässig scheint ihm der Ort, wo sie auftreten.

Bei meinen Untersuchungen war die Polarität besonders dann auffallend, wenn kleine Blattstücke in Glasschalen auf feuchtem Sägemehl, Sand oder auf Torfscheiben kultiviert wurden (vgl. Phot. No. 3, 4, 5, 7, 8). Anfangs wurden die mit Sägemehl gefüllten Glasschalen sterilisiert und ich versuchte die Blätter durch Untertauchen in verdünnter Wasserstoffperoxydlösung zu desinfizieren. Später liess ich dieses beiseite und erhielt bessere Resultate, welche man zum Teil auch dem Thermostaten zuschreiben kann, weil ich dann die Glasschalen in den grossen Keimkasten stellte und nicht mehr in einen kleinen, mit Gas geheizten Thermostaten. Die stärkeren Blattnerven wurden als schmale Streifen ausgeschnitten mit einem flambierten Messer und dann nochmals zerkleinert, sodass ich Stückchen von 1 qcm. erhielt, die hauptsächlich aus Blattnervengewebe bestanden. Die kleinsten, von mir untersuchten Blatteile waren 4 und 10 bezw. 6 und 6 mm. lang und breit. Selbstverständlich entwickelten sich die Neubildungen umso schneller, je grösser die Blattflächen waren; die ersten Knospen und Wurzeln wurden nach 15 Tagen beobachtet und zwar immer am basalen Ende, wie auch auf den Bildern sehr deutlich ist. Mir will es nicht einleuchten, dass in so kleinen Blattstücken (manchmal nicht mehr als 4 mm. lang) ein Nährstoffstrom auftreten sollte. Vielleicht kann man mit Beyerinck (1882, S. 106) annehmen, dass ein anatomischer Unterschied der Gefässbündel vorliegt: in der Nähe des Stielpunktes sind die Leitbündel kräftiger, was die Knospenbildung beeinflusst. In den ganz kleinen Blattstückchen konnte ich aber keinen derartigen Unterschied zwischen apikalem und basalem Ende feststellen. Vorstellbar wäre ein Unterschied im osmotischen Wert der Parenchymzellen, aber in einer nach der plasmometrischen Methode

eingestellten Untersuchung (Höfler 1918), liess sich darüber keine Regelmässigkeit aufdecken.

Klebs (1903, S. 111) weist darauf hin, dass es sich bei der Wurzelbildung an *Salix*sprossen um physiologische Prozesse handelt, die infolge der anatomischen Differenzierung am basalen Ende anders verlaufen als am apikalen.

Ausnahmsweise trat die Polarität weniger deutlich hervor: es entstand einmal eine Knospe am apikalen Ende eines sehr kleinen Blattstückchens, während am basalen Ende eine Wurzel aufgetreten war; oder es traten in der Mitte des Blattstückchens an der Nervenverzweigung Knospen auf. In anderen Fällen beschränkte sich die Knospenbildung nicht auf die basale Schnittfläche (vergl. Phot. No. 4, oben und in der Mitte), was sich aber mit dem Alter des Blattes in Zusammenhang bringen lässt (vgl. S. 328). Auf einem isolierten Blatte fand ich einmal am apikalen Ende des Hauptnerven (in der Nähe des Stielpunktes) vereinzelte kleine Zellhöcker, die nicht zu einer vom Stielpunkt ausgehenden Reihe gehörten, wie man es oft antreffen kann, sich aber auch nicht weiter entwickelten. Zur selben Zeit fand ich an einem anderen Blatte unterhalb der Schnittwunde eine kleine Knospe in der oberen Epidermis, deren Gefässbündelverbindung mit dem Blattnerven bereits angelegt war. Da diese Ausnahmefälle so wenig auftraten, glaube ich sie weiterhin übergehen zu dürfen.

XIII. Einfluss der äusseren Bedingungen.

Man könnte meinen, dass die Entstehung neuer Knospen und Wurzeln an einem isolierten und eingeschnittenen Blatte von *Begonia Rex* von der *Schwerkraft* beeinflusst wird, weil die Knospen an der Blattoberseite, die Wurzeln an der Blattunterseite auftreten. Im vorhergehenden konnte ich zeigen, dass Adventivknospen entstehen aus meristematisch gewordenen Epidermiszellen, sowohl der Ober- als der Unterseite des Blattes, während die Adventivwurzelan-

lagen mit den Gefässbündeln zusammenhängen. Wurden mehr oder weniger grosse Blattstücke in einer Glasschale kultiviert, deren Luft mit Wasserdampf gesättigt war, so traten die Wurzeln an beiden Seiten aus (Phot. No. 4, 5, 6 und 8), gleichgültig ob die grüne oder die rote (Unter-) Seite nach oben gekehrt war. In den meisten Fällen traten die Knospen aber an der morphologischen Oberseite auf, obwohl in der Nähe der Schnittwunde immer welche an der anderen Seite entstehen. Wenn nur die Unterseite des Blattnerven eingeschnitten wurde, so traten die ersten Knospen auch an dieser Seite auf, an der anderen Seite zeigten sie sich erst viel später und ganz vereinzelt. War der Schnitt nahe am Blattrande geführt oder wurden für die mikroskopische Untersuchung kleine Blattstücke ausgeschnitten, so kamen die an der Unterseite gebildeten Knospen zum Vorschein.

In Glasschalen wurden kleine Blattstücke 1—2 Monate lang um die horizontale Achse eines Klinostaten nach de Bouter (Went 1922) mit einer Umdrehungszeit von 3 Minuten gedreht. Zum Teil waren diese Blattstücke normal, zum Teil umgekehrt ausgelegt worden und mit feinen Glasnadeln auf den Torfscheiben befestigt. Einen Unterschied mit Kontrollblättern, die an derselben Stelle im Treibhaus denselben Temperatur- und Lichtverhältnissen ausgesetzt waren, konnte ich nicht feststellen. Vereinzelt zeigten bei umgekehrten Blattstückchen die an der Unterseite entstandenen Wurzeln ein vom Substrat abgewandtes Wachstum, während in allen anderen Fällen eine nach der Torfscheibe zu gerichtete Krümmung zu beobachten war. Eine Erklärung fehlt hier, da man keinen Grund hat anzunehmen, dass hier die Schwerkraftwirkung aufgehoben wurde, weil diese Erscheinung nicht allgemein auftrat und ausserdem auch einmal an einer in den Keimkasten gestellten Glasschale zu konstatieren war. Auch auf dem Klinostaten zeigte sich sehr deutlich der Unterschied zwischen

apikaler und basaler Seite der Schnittwunde; die Knospen traten immer an der morphologischen Oberseite auf.

Wurde eine Glasschale umgekehrt aufgestellt, sodass Schwerkraft und Feuchtigkeit des Bodens entgegengesetzt wirken konnten, so zeigte sich keinerlei Abweichung.

Auch der *Zentrifugalkraft* [1]) wurden einige eingeschnittene Blätter ausgesetzt, entweder mehrere Tage lang einer mässigen oder 1 bis 2 Tage lang einer grösseren Umdrehungsgeschwindigkeit. Dabei wurde entweder der Rand oder der Stielpunkt des Blattes nach aussen gekehrt, aber in keinem Fall konnte irgend ein Einfluss festgestellt werden.

Der Einfluss der *Feuchtigkeit* wurde schon öfter erwähnt. Auch bei den an der Pflanze eingeschnittenen Blättern trat bei genügender Feuchtigkeit eine reichliche Wurzelbildung ein und in einem auf Seite 340 beschriebenen Versuch, wobei abgetrennte Blätter unter eine Glasglocke gestellt wurden, konnte man sogar an beiden Blattseiten Wurzeln beobachten (Phot. No. 1 und 2). Das Hervortreten der Adventivwurzeln ist also von der Schwerkraftwirkung unabhängig. Wenn beiderseits genügende Feuchtigkeit vorherrscht, so treten die Wurzeln an beiden Blattseiten auf. Küster (1903, S. 325) hielt die Berührung mit dem feuchten Substrat für günstig, weil er nur in Ausnahmefällen an der morphologischen Blattoberseite Wurzeln beobachtete. Legte er aber die Blätter umgekehrt aus, so entstanden die Wurzeln vorzugsweise an der jetzt nach unten gekehrten morphologischen Oberseite, während die Knospen an der anderen Seite auftraten. In meinen Versuchen entstanden die Knospen aber vorzugsweise an der morphologischen Oberseite, auch wenn das Blatt umgekehrt ausgelegt worden war; die Wurzeln traten jedoch an der nach der Erde gekehrten Seite auf. Dass man dieses dem Feuchtigkeitsunterschied ober- und unterseits zuschreiben

[1]) Die Versuche wurden im Pflanzenphysiologischen Institut in München ausgeführt.

muss, zeigen die in verschlossenen Glasschalen kultivierten Blattstücke, wo die Wurzeln beiderseits zum Vorschein kamen. (Phot. No. 3 und 4).

Das *Licht* hemmt augenscheinlich das Austreten der Adventivwurzeln nicht, weil diese sowohl an der Licht-, wie an der Schattenseite austreten können. Die Weiterentwicklung der Knospen wird im Gegensatz zu deren Anlage scheinbar durch das Licht gefördert, weil die an der Blattunterseite gebildeten Knospen sich nur dann weiterentwickeln, wenn sie durch einen Spalt oder am Rande des Blattes ins Licht kommen konnten.

Zusammenfassung.

Die meisten Untersuchungen wurden angestellt mit einer grünen Varietät der *Begonia Rex.*

Die Adventivsprosse gehen aus Zellhöckern hervor, welche von einzelnen Epidermiszellen der Blattober- oder -unterseite mittels starker Teilungen innerhalb der ursprünglichen Zellwand — *Furchung* — gebildet werden.

Die Adventivwurzeln entstehen aus in der Nähe der Xylem-Phloemgrenze eines Gefässbündels gelegenen Parenchymzellen (*Perizykel*zellen nach van Tieghem).

Zur Einleitung der ersten Teilung einer ausgewachsenen Zelle trat eine starke Plasmaströmung auf, begleitet von einer Kernwanderung, von Plasmasträngen- und -bänderbildung und Vergrösserung der Plasmamenge.

Beim Entstehen eines sekundären Meristems zeigen sich im allgemeinen dieselben Aenderungen (in umgekehrter Reihenfolge), wie bei der Entstehung ausgewachsener Zellen aus einem primären Meristemgewebe.

Eine Vacuolenteilung durch das Auftreten von Plasmasträngen konnte nicht festgestellt werden.

In der Zellmitte tritt indirekte Kernteiling auf.

Die Knospen und Wurzeln entstehen oberhalb der Schnitt-

wunde am basalen Ende des durchschnittenen Nerven: *Polarität.*

An der Pflanze trat Adventivknospenbildung viel weniger leicht ein als Wurzelbildung.

Die Knospen entwickelten sich vorzugsweise an der morphologischen Blattoberseite, auch wenn das Blatt umgekehrt ausgelegt worden war.

Nur an abgetrennten Blättern treten im Stielpunkt Knospen auf, deren Entstehung weder durch Förderung der Nährstoffableitung noch durch Zufuhrhemmung beseitigt werden konnte.

Die Adventivwurzelanlagen stehen in Zusammenhang mit der ringförmigen Verbreitung der Leitbündel im Blattnerven.

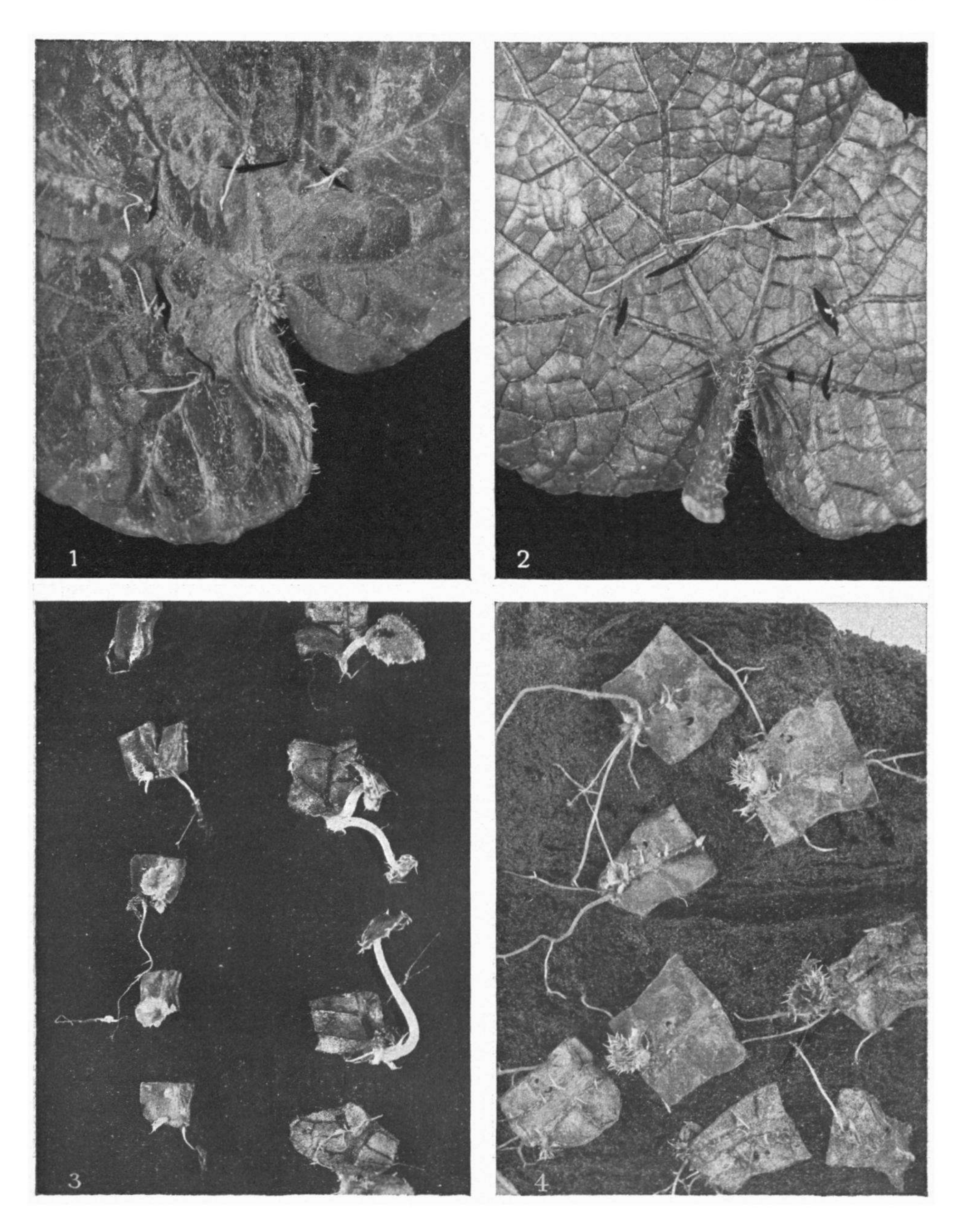
Die Adventivwurzeln können bei genügender Feuchtigkeit an beiden Seiten des Blattes austreten.

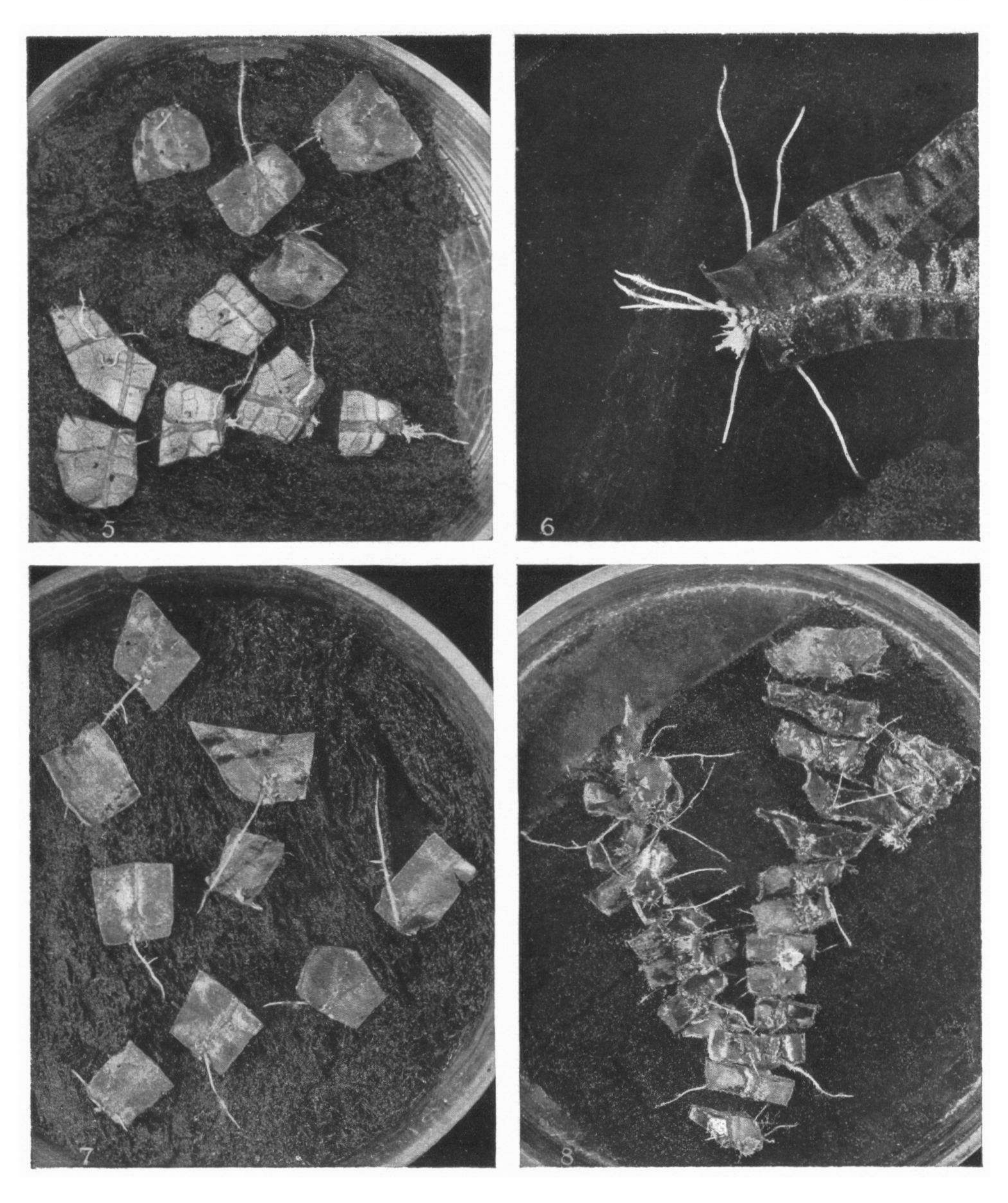
Die Polarität konnte weder von der Schwerkraft noch von der Zentrifugalkraft beeinflusst werden.

Der Einfluss der Verwundung kann getrennt werden in *Wundreiz* (wodurch die an die Wunde grenzenden Zellen sich teilen) und *Teilungsreiz des Phloems* (wodurch die an den Siebteil eines Leitbündels angrenzenden Parenchymzellen in einiger Entfernung von der Wunde sich teilen). Diesen Teilungsreiz im Phloem kann man auch auf einen im Phloem nur in apikaler Richtung geleiteten Wundreiz zurückführen.

Wenn nur die unteren Leitbündel eines Blattnerven durchschnitten wurden, so entstand im unverwundeten Kollenchym eine Gefässbündelbrücke; dennoch traten Adventivwurzeln und Knospen auf.

Oberhalb der Schnittwunde zeigte sich keine Stärkeanhäufung; diese kann somit nicht als Neubildungsursache betrachtet werden.


1
2
3
4


5
6
7
8

Erklärung der Tafeln.

No. 1 und 2. Blatt von *Begonia Rex*, welches 17.I.24. mit dem Blattstiel in Wasser unter einer feuchten Glasglocke aufgestellt wurde.
1. Die Oberseite hat im Stielpunkt Adventivsprosse, oberhalb der Schnittwunden Knospen und Wurzeln gebildet.
2. Die Unterseite hat nur Wurzeln oberhalb der Schnittwunden gebildet. Aufnahme 8.II.24.

No. 3. Blattstücke von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf feuchtem Sägemehl kultiviert.
Linke Reihe: ganz kleine Blattstücke in normaler Weise ausgelegt. 20 X.23.
Rechte Reihe: grössere Blattstücke umgekehrt ausgelegt. 20.X.23; die Sprosse haben sich bereits weiter entwickelt.
In beiden Fällen sind die Knospen an der morphologischen Oberseite, die Wurzeln (undeutlich auf dem Bilde) an beiden Seiten aufgetreten, immer an der basalen Schnittfläche. Aufname 12.XII.23 auf einer schwarzen Glasplatte.

No. 4. Blattstücke, ca. 1 qcm von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf einer Torfscheibe kultiviert; die 3 oberen Stücke wurden in normaler Weise, die anderen, ausser dem mittleren, umgekehrt ausgelegt. 15.II.24. Alle Knospen und Wurzeln sind an der basalen Schnittfläche, bei den beiden links oben gelegenen Blattstücken ausserdem noch Knospen am Blattnerven entlang, entstanden. Aufname 15.III.1924.

No. 5. Blattstücke, ca. 1 qcm von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf einer Torfscheibe kultiviert. Kontrollversuch von No. 7; die 4 oberen Blattstücke wurden in normaler Weise, die anderen umgekehrt ausgelegt. 16.I.24. Alle Knospen traten an der morphologischen Oberseite auf. Aufname 15.II.24.

No. 6. Seitennerv eines Blattes von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf einer Torfscheibe kultiviert. 16.I.24. An der Blattoberseite treten sowohl Knospen als auch Wurzeln auf, an der Unterseite nur Wurzeln. Aufnahme 29.I.24.

No. 7. Blattstücke, ca. 1 qcm von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf einer Torfscheibe kultiviert, etwa 1 Monat lang um die horizontale Achse des Klinostaten nach de Bouter gedreht; alle Stücke wurden in normaler Weise ausgelegt. 16.I.24. Am basalen Nervenende traten Sprosse und Wurzeln auf, die letzteren beiderseits. Aufnahme 15.II.24.

No. 8. Blattstücke, etwa 1 cm lang und 4 mm breit von *Begonia Rex* in einer Glasschale auf einer Torfscheibe kultiviert; alle Blattstücke wurden in normaler Weise ausgelegt. 16.I.24. An allen basalen Schnittflächen traten Knospen und Wurzeln auf. Aufnahme 15.II.24.

Literatur.

Åkerman, Å. 1916, Studier över trådlika protoplasmabildningar i växtcellerna. Lunds Univ. Arsskrift N. F. Avd. 2, 12, No. 4.

——— 1917, Untersuchungen über die Aggregation in den Tentakeln von *Drosera rotundifolia*. Botaniska Notiser S. 145.

Benecke u. Jost 1923, Pflanzenphysiologie, 4. Aufl.

Beusekom, J. van 1907, Onderzoekingen en beschouwingen over endogene callusknoppen aan de bladtoppen van *Gnetum Gnemon*. diss Utrecht.

Beyerinck. M. W. 1882, Over het ontstaan van knoppen en wortels uit bladen. Ned. Kruidk. Arch. 2 Ser. 3, S. 438. Verz. Geschriften 1, S. 90.

Bierberg, W. 1909, Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport in den Pflanzen. Flora 99, S. 52.

Bobilioff-Preisser, W. 1917, Beobachtungen an isolierten Palisaden- und Schwammparenchymzellen. Beih. Botan. Centralbl. 33, I, S. 248.

Callum, W. B. Mc. 1905, Regeneration in plants. I. Botan. Gazette 40, S. 97.

——— 1905, Regeneration in plants. II. Botan. Gazette 40, S. 241.

Child, C. M. & Bellamy, A. W. 1920, Physiological isolation by low temperature in *Bryophyllum*, Botan. Gazette 70, S. 249.

Czapek, F. 1897, Ueber die Leitungswege der organischen Baustoffe im Pflanzenkörper. Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl. 106, I, S. 117.

Dehnecke, C. 1881, Einige Beobachtungen über den Einfluss der Praeparationsmethode auf die Bewegungen des Protoplasmas der Pflanzenzelle. Flora 64, S. 8.

Demoor J. 1895, Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule. Arch. de Biol. 13, S. 163.

Doposcheg-Uhlár, J. 1911, Studien zur Regeneration und Polarität der Pflanzen. Flora 102, S. 24.

Figdor, W. 1918, Zur Kenntnis des Regenerationsvermögens von *Crassula multicava* Lem. Ber. d. D. Bot. Ges. 36, S. 241.

Fitting, H. 1903, Referaat Botan. Zeit. S. 360.

Freundlich, H. F. 1909, Entwicklung und Regeneration von Gefässbündeln in Blattgebilden. Jahrb. f. wiss. Bot. 46, S. 137.

Funke, G. L. 1923, Recherches biologiques sur des plantes à tiges rampantes. C. R. Acad. Sci. Paris, Séance du 26 février 1923, S. 604.

Gaidukov, N. 1906, 1, Ueber Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, S. 107.

——— 1906, 2, Weitere Untersuchungen mit Hilfe des Ultramikroskopes nach Siedentopf. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, S. 155.

——— 1906, 3, Ueber die ultramikroskopischen Eigenschaften der Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, S. 192.

——— 1906, 4, Ultramikroskopische Untersuchungen der Stärkekörner, Zellmembranen und Protoplasten. Ber. d. D. Bot. Ges. 24, S. 581.

——— 1910, Dunkelfeldbeleuchtung und Ultramikroskopie in der Biologie und in der Medizin. Jena.

Goebel, K. von 1898—1901, Organographie der Pflanzen.

——— 1902, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 22, S. 385.

——— 1903, Morphologische und biologische Bemerkungen. 14. Weitere Studien über Regeneration. Flora 92, S. 132.

——— 1904, Morphologische und biologische Bemerkungen. 15. Regeneration bei *Utricularia*. Flora 93, S. 98.

Goebel, K. von 1905, Allgemeine Regenerationsprobleme. Flora 95, S. 384.

——— 1908, Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipzig.

——— 1916, Zu Jacques Loeb's Untersuchungen über Regeneration bei *Bryophyllum*. Biol. Centralbl. 36, S. 193.

Haberlandt, G. 1887, Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena.

——— 1913, Zur Physiologie der Zellteilung, I, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, p. 318.

——— 1914, Zur Physiologie der Zellteilung, II, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 1096.

——— 1919, Zur Physiologie der Zellteilung, III, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 322.

——— 1919, Zur Physiologie der Zellteilung, IV, Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Berlin, S. 721.

——— 1921, Wundhormone als Erreger von Zellteilungen. Beitr. z. Allg. Bot. 2, Hft. I.

Hansen, A. 1881, Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei den Pflanzen.

Hansteen-Cranner, B. 1922, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Medd. fra Norges Landbrugshöiskole 2, S. 1.

Hanstein, J. von 1880, Das Protoplasma als Träger der pflanzlichen und thierischen Lebensverrichtungen. Heidelberg.

——— 1880, Einige Züge aus der Biologie des Protoplasmas. Botan. Abhandl. a. d. Gebiet d. Morph. u. Physiol. 4, S. 1.

Hauptfleisch, P. 1892, Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas in behäuteten Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. 24, S. 173.

Heitz, E. 1925, Das Verhalten von Kern und Chloroplasten bei der Regeneration. Zeitschr. f. Zellforschung u. Mikrosk. Anatomie. 2, Heft 1, S. 1.

Höfler, K. 1918, Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. Denkschr. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 95.

Hofmeister, W. 1867, Die Lehre von der Pflanzenzelle. Handb. d. physiol. Botan. 1.

——— 1868, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Handb. d. physiol. Botan. 1, Abt. 2.

Keller, Ida A. 1890, Ueber Protoplasma-Strömung im Pflanzenreich. diss. Zürich.

Klebs, G. 1903, Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen. Jena.

Kny, L. 1896, Ueber den Einflusz von Zug und Druck auf die Richtung der Scheidewände in sich theilenden Pflanzenzellen. Ber. d. D. Bot. Ges. 14, S. 378.

——— 1904, Ueber die Einschaltung des Blattes in das Verzweigungssystem. Naturw. Wochenschr. N. F. 3, S. 369.

Kretzschmar, P. 1904, Ueber Entstehung und Ausbreitung der Plasmaströmung in Folge von Wundreiz. Jahrb. f. wiss. Bot. 39, S. 273.

Kupfer, Elsie 1907, Studies in plant regeneration. diss, New York. Mem. Torrey Bot. Club 12, S. 195.

Küster, E. 1903, Beobachtungen über Regenerationserscheinungen an Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 14, S. 316.

——— 1904, Beiträge zur Kenntnis der Wurzel- und Sproszbildung an Stecklingen. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, S. 279.

——— 1916, Pathologische Pflanzenanatomie. 2 Aufl.

Lamprecht, W. 1918, Ueber die Kultur und Transplantation kleiner Blattstückchen. Beitr. z. Allg. Bot. 1, S. 353.

Lindemuth, H. 1903, Weitere Mitteilungen über regenerative Wurzel- und Sprossbildung auf Laubblättern (Blattstecklingen). Gartenflora 52, S. 619.

Lindemuth, H. 1904, Ueber Grösserwerden isolierter ausgewachsener Blätter nach ihrer Bewurzelung. Ber. d. D. Bot. Ges. 22, S. 171.

Loeb, J. 1915, Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 60, S. 249.

——— 1916, Further experiments on correlation of growth in *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette 62, S. 293.

——— 1917, Influence of the leaf upon root formation and geotropic curvature in the stem of *Bryophyllum calycinum* and the possibility of a hormone theory of these processes. Botan. Gazette 63, S. 25.

——— 1918, Chemical basis of correlation. I. Production of equal masses of shoots by equal masses of sister leaves in *Bryophyllum calycinum*. Bot. Gazette 65, S. 150.

Lundegardh, H. 1913, Experimentelle Untersuchungen über die Wurzelbildung an oberirdischen Stammteilen von *Coleus hybridus*. Arch. f. Entw. mech. 37, S. 509.

——— 1922, Zelle und Cytoplasma. Handb. d. Pflanzenanatomie 1.

Magnus, W. 1914, Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch Hymenopteren. Jena.

Massart, J. 1898, La cicatrisation chez les végétaux. Mém. cour. e. a. Mém. Acad. roy. Belg. 107, S. 3.

Mathuse, O. 1906, Ueber abnormales sekundäres Wachstum von Laubblättern, insbesondere von Blattstecklingen dicotyler Pflanzen. Beih. Bot. Centralbl. 20, 1, S. 175.

Miehe, H. 1926. Das Archiplasma. Betrachtungen über die Organisation des Pflanzenkörpers. Jena 1926.

Molisch, H. 1915, Pflanzenphysiologie als Theorie der Gärtnerei. Jena.

Morgan, Th. H. 1907, Regeneration. Uebersetzt von Moszkowski. Leipzig.

Nathansohn, Alex. 1900, Physiologische Untersuchungen über amitotische Kerntheilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 35, S. 48.

Němec, B. 1905, Studien über Regeneration. Berlin..

Nestler, A. 1898, Ueber die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmas. Sitz. Ber. Akad. d. Wiss. Wien. Math. Naturw. Cl. 107. 1, S. 708.

Pfeffer, W. 1904, Pflanzenphysiologie II.

Reed, E. 1923, Hypothesis of formative stuffs as applied to *Bryophyllum calycinum*. Botan. Gazette, 75, S. 113.

Regel, F. 1876, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. 10, S. 447.

Reinke, J. 1870, Untersuchungen über Wachsthumsgeschichte und Morphologie der Phanerogamen-Wurzel. Botan. Abhandl. a. d. Gebiet d. Morph. u. Physiol: 1, Hft. 3.

Ritter, G. 1911, Ueber Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. Zeitschr. f. Botan. 3, S. 1.

Sachs, J. 1874, Lehrbuch der Botanik, 4. Aufl.

——— 1879, Stoff und Form der Pflanzenorgane. I. Arb. Bot. Inst. Würzburg 2, S. 452.

——— 1882, Stoff und Form der Pflanzenorgane. II. Arb. Bot. Inst. Würzburg 2, S. 689.

——— 1892, Physiologische Notizen. I. Flora 75, S. 1.

Sandt, W. 1921, Beiträge zur Kenntnis der Begoniaceen. Flora 114, (N.F. 14,) S. 329.

Schürhoff, P. 1906, Das Verhalten des Kernes im Wundgewebe. Beih. Botan. Centralbl. 19, 1, S. 359.

Seifriz, W. 1921, Observations on some physical properties of protoplasm by aid of microdissection. Ann. of Bot. 35, S. 269.

Simon, S. 1904, Untersuchungen über die Regeneration der Wurzelspitzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 40, S. 103.

Simon, S. 1907, Experimentelle Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 45, S. 351.

——— 1908, Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefässverbindungen. Ber. d. D. Bot. Ges. 26, S. 364.

——— 1920, Ueber die Beziehungen zwischen Stoffstauung und Neubildungsvorgängen in isolierten Blättern. Zeitschr. f. Botan. 12, S. 593.

Smith, Erwin F. 1919, The cause of proliferation in *Begonia phyllomaniaca*. Proc. Nat. Akad. of Sciences 5, S. 36.

——— 1920, An introduction to bacterial diseases of plants. V. On the production of teratosis in the absence of tumors and of parasites.

Stoll, R. 1874, Ueber die Bildung des Kallus bei Stecklingen. Bot. Zeit. 32, S. 737.

Tangl, E. 1885, Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitz. Ber. Akad d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Cl. 90, I, S. 10.

Tieghem, Ph. van & Doliot, H. 1888, Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes dans les plantes vasculaires. Ann. Sc. nat. Sér. 7, 8, S. 1.

Tieghem, Ph. van 1882, Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. Bull. Soc. bot. Fr. 29, S. 277.

Tischler, G. 1921—1922, Allgemeine Pflanzenkaryologie. Handb. d. Pflanzenanat. II.

Tollenaar, D. 1924, Omzettingen van koolhydraten in het blad van *Nicotiana Tabacum* L. Diss. Wageningen 1924.

Treub, M. 1878, Quelques recherches sur le rôle du noyau dans la division des cellules végétales, publié par l'Acad. Roy. néerl. d. Sc.

Vöchting, H. 1878, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn.

——— 1892, Ueber Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen.

Vöchting, H. 1908, Untersuchungen zur experimentellen Anatomie und Pathologie des Pflanzenkörpers. Tübingen.

Vries, H. de 1885, Plasmolytische Studien über die Wand der Vacuolen. Jahrb. f. wiss. Bot. 16, S. 465.

——— 1886, Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. Bot. Zeit. S. 1.

Wakker, J. H. 1885, Onderzoekingen over adventieve knoppen. diss. Amsterdam.

Went, F. A. F. C. 1886, De jongste toestanden der vacuolen. diss. Amsterdam.

——— 1888, Die Vermehrung der normalen Vacuolen durch Theilung. Jahrb. f. wiss. Bot. 19, S. 295.

——— 1890, Die Entstehung der Vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen. Jahrb. f. wiss. Bot. 21, S. 299.

——— 1922, Over een nieuwen klinostaat volgens het stelsel de Bouter. Kon. Akad. v. Wetensch. 31, S. 576.

Wiesner, J. 1892, Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanz. Wien.

Wigand, A. 1885, Studien über Protoplasma-Strömung in der Pflanzenzelle. Botan. Hefte, Forsch. a. d. Botan. Garten z. Marburg 1, S. 168.

Winkler, H. 1902, Ueber der Regeneration der Blattspreite bei einigen *Cyclamen*-Arten. Ber. d. D. Bot. Ges. 20, S. 81.

——— 1903, Ueber regenerative Sprossbildung auf den Blättern von *Torenia asiatica* L. Ber. d. D. Bot. Ges. 21, S. 96.

——— 1904, Ueber regenerative Sprossbildung an den Ranken, Blättern und Internodien von *Passiflora coerulea* L. Ber. d. D. Bot Ges. 23, S. 45.

——— 1908, Ueber die Umwandlung des Blattstieles zum Stengel. Jahrb. f. wiss. Bot. 45, S. 1.

——— 1912, Entwicklungsmechanik oder Entwicklungsphysiologie der Pflanzen. Handw. d. Naturw. 3, S. 634.